

SÉRIE A, N° 883
N° D'ORDRE : 1698

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges BIORET

1^{re} THÈSE. — LES GRAPHIDÉES CORTICOLES : ÉTUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *24* Novembre 1921 devant la Commission d'examen.

MM. Gaston BONNIER	<i>Président.</i>
GENTIL	} <i>Examineurs.</i>
PÉREZ	

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1921

SÉRIE A, N° 883
N° D ORDRE : 1698

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges BIORET

1^{re} THÈSE. — LES GRAPHIDÉES CORTICOLES : ÉTUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Novembre 1921 devant la Commission d'examen.

MM. Gaston BONNIER *Président.*

GENTIL {
PÉREZ } *Examineurs.*



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1921

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire. . . P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
BOUTY.

LIPPMANN Physique.
E. PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Gaston BONNIER . . . Botanique.
KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET Électrotechnique générale.
WALLERANT Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER . . . Chimie générale.
Gabriel BERTRAND . . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale.
CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physiq. mathém.
MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
G. PRUVOT Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
MATRUCHOT Botanique.
ABRAHAM Physique.
CARTAN Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
LEBESGUE Application de l'analyse à la géométrie.
LAPICQUE Physiologie.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT Calcul différentiel et calcul intégral.
COTTON Physique théorique et Physique céleste.
DRACH Mathématiques générales.
C. FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
N. Histologie.

Professeurs

LEDUC Physique.
HÉROUARD Zoologie.
LÉON BERTRAND Géologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU Chimie.
SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.).
RABAUD Biologie générale.
PORTIER Physiologie.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire Daniel TOMBECK.

A LA MÉMOIRE DE MES MAÎTRES :

M. L'ABBÉ HY

M. L'ABBÉ HUE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552823_0066

LES GRAPHIDÉES CORTICOLES

ÉTUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE

Par **Georges BIORET**

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE D'ANGERS

INTRODUCTION. — HISTORIQUE PLAN DU TRAVAIL

Le présent mémoire n'est pas une « monographie » des Graphidées françaises. L'auteur espère que quelques-uns des faits mis en évidence par lui ne seront pas inutiles à une entreprise de ce genre ; mais l'élaboration complète de cette entreprise n'est pas une simple question d'anatomie, d'étude de collections et de recherches de laboratoire ; elle nécessite des observations sans nombre sur le vif, et le succès de ces observations dépend, pour une bonne part, d'heureuses rencontres dont le hasard est souvent le maître ; elle nécessite peut-être, en outre, des cultures artificielles dont la technique reste à faire et dont la durée, suivant toute prévision, doit être très longue : autant d'excuses que l'auteur présente aux lichénologues désireux de « débrouiller » cette famille difficile. Ils y trouveront toutefois une tendance à réduire au rang de formes stationnelles bon nombre de variétés, de sous-espèces et même d'espèces, qui pullulent dans les meilleurs auteurs. Le simple examen des caractères extérieurs a conduit à multiplier les noms, au grand désespoir des débutants et même des initiés. Déjà DUFOUR, en 1817, quelques années seulement après la publication du *Lichenologia universalis*, reprochait à ACHARIUS, le « père de la Lichénologie », cette multiplication d'espèces : « ACHARIUS, à force d'en avoir vu (des Lichens), d'en avoir étudié, s'est laissé en quelque sorte

embrouiller, et il a trop souvent décrit des individus (1). »

HUE (18, p. 96), après avoir classé ses échantillons de *Graphis sophistica* d'après LEIGHTON, est obligé d'avouer : « Après le classement de ces formes, il m'en est resté d'autres auxquelles il est impossible de donner un nom ; cette espèce est donc excessivement polymorphe. » Il ne s'est pas cru obligé pour autant de créer de nouveaux noms : qui lui en fera un reproche ? Ma conviction est que, chez les Lichens, de nombreux caractères qu'on regardait comme spécifiques ne sont que des produits de réaction du milieu. C'est d'ailleurs une croyance qui se fait jour de plus en plus dans les travaux récents de divers auteurs, parmi lesquels je me contenterai de citer KAJANUS (19). Celui-ci ne voit, par exemple, dans les variétés sorédiées et isidiées de nombreux Lichens, que des formes individuelles, dues à la station humide et ombragée. Au début de son mémoire, il cite une phrase de FINK, à laquelle je me rallie tout à fait : « On ne gagne rien, semble-t-il, à pousser à l'extrême la méthode de refente, sans étude biologique. »

Le but premier de mes recherches a été l'étude de la structure des Lichens hypophléodes en général, c'est-à-dire de ces Lichens crustacés d'écorce dont le thalle est plus ou moins entièrement confondu avec les couches externes de l'écorce. La famille des Graphidées a été abordée la première, comme renfermant un grand nombre de représentants de ce type : l'abondance de matériaux et de faits m'a conduit à m'y cantonner. La détermination des espèces nécessitant avant tout l'examen de la fructification, j'en ai tiré quelques remarques publiées ailleurs (4) ; j'aurai encore ici l'occasion de signaler quelques nouvelles observations sur le même sujet. Mais l'objet principal de mes recherches est resté le thalle des Lichens hypophléodes.

La littérature lichénologique est pauvre touchant le thalle des Lichens crustacés d'écorce et, en particulier, des Graphidées.

Les descriptions d'ACHARIUS (1) sont brèves et toute

(1) DUFOUR L., Lettre à Lapeyrouse, communiquée par ROUMEGUÈRE (*Bull. Soc. bot. fr.*, t. XIX, 1872, p. XLVII).

superficielles : *Crusta effusa*, *crusta determinata*,... *macula alba*, etc.

WALLROTH (34), dans sa volumineuse synthèse de l'*Histoire naturelle des Lichens*, lui en fait un très vif reproche : il l'accuse (p. 144) de ne s'être pas douté qu'il existe des gonidies dans ces taches et que la croûte considérée comme le thalle est en réalité un complexe de cellules de liège appartenant à l'écorce, d'hyphes et de gonidies appartenant au Lichen. Ce reproche n'est d'ailleurs qu'un des nombreux griefs de WALLROTH contre ACHARIUS, dont les travaux, affirme-t-il (p. xxxi seq.) sont une des causes de l'abandon où se trouve, en 1818, l'étude des Lichens. L'*Histoire naturelle des Lichens* est malheureusement écrite dans une langue vieillie, oratoire, à périodes immenses, qui en rend la lecture difficile aux Allemands eux-mêmes. De plus, l'ouvrage contient surtout des généralités, et même les exemples choisis ne sont pas étudiés en détail : il ne peut donc guère servir de guide pratique, ni être l'objet de critiques précises. C'est ici cependant (p. 140 seq.) qu'est introduite la notion de thalle (*blastema*), épiphléode ou hypophléode ; des Graphidées sont choisies ici et là comme exemples d'un type ou de l'autre : par exemple, *Graphis (Opegrapha) atra*, comme type de thalle toujours hypophléode ; *Graphis pulverulenta* comme type de Lichen d'abord hypophléode, puis épiphléode ; *Graphis (Opegrapha) varia*, *vulgata*, comme types de Lichens toujours épiphléodes. Il reste à WALLROTH le mérite d'avoir reconnu la nature exacte des « taches » des Lichens crustacés d'écorce, l'importance de l'état de l'écorce pour l'établissement du thalle, les raisons morphologiques de certains détails extérieurs, tels que la couleur blanche due à l'air emprisonné dans le thalle.

TULASNE (33) a consacré quelques lignes au sujet qui nous intéresse, la majeure partie de son travail étant consacrée à l'étude des organes reproducteurs dans l'ensemble du groupe des Lichens. Il décrit le thalle d'*Opegrapha atra* se développant dans les trois ou quatre couches externes de l'écorce et constitué par un complexe homogène de gonidies et d'hyphes ; le thalle d'*Arthonia galactites* réduit à quelques éléments dans

les couches les plus superficielles, dont la dissociation, facilitant l'introduction de l'air, donne à ce thalle son aspect d'un blanc éclatant.

DE BARY (7) a donné quelques détails sur la structure des Lichens crustacés corticoles. Prenant comme exemple *Lecidea enteroleuca* Krb., il note (p. 252) la zone périphérique sans gonidies, la couche profonde s'enfonçant dans l'écorce d'une façon qui varie beaucoup suivant l'écorce habitée. Il étudie spécialement (p. 260 seq.) le thalle des Graphidées et en esquisse en quelques lignes le caractère chez *Graphis scripta*, par exemple, où le thalle très mince est toujours renfermé dans l'écorce et recouvert d'une ou plusieurs couches de liège ; il note la richesse de cette même espèce en cristaux d'oxalate de chaux. Pour lui, le thalle des diverses espèces étudiées ne présente pas de différences sensibles.

SCHWENDENER (30), qui a édifié sa théorie sur l'étude du thalle des Lichens, a malheureusement arrêté ses recherches aux Lichens crustacés.

BORNET (6), dans son beau mémoire sur les gonidies des Lichens, ne s'est préoccupé que de la nature de celles-ci et de leurs relations avec les hyphes. Il fait ressortir (p. 12) l'identité des gonidies d'*Opegrapha varia* avec l'Algue libre *Trentepohlia* ; il indique, en passant, l'allure hypophléode du thalle, sans insister autrement sur sa structure et sur son développement : nulle part, en particulier, il n'émet l'opinion que lui prête Lindau, à savoir celle d'un pouvoir de dissolution et de perforation de l'Algue vis-à-vis des membranes cellulosiques ou subérifiées.

Le travail de FRANK (10) est le premier qui pénètre vraiment dans le sujet ; encore le but principal n'est pas tant l'étude du thalle lui-même des Lichens crustacés corticoles que la manière dont se réalise la réunion de l'Algue et des hyphes pour constituer un thalle. Une demi-douzaine d'espèces seulement sont étudiées, parmi lesquelles *Arthonia vulgaris* Schær. ; *A. epipasta* Krb. ; *Graphis scripta* Ach. L'Algue *Chroolepus* est l'objet de développements particuliers. Il distingue deux cas différents dans la réalisation d'un thalle : ou bien le tout premier développement nécessite la présence

des deux composants, et les gonidies du Lichen ont pour unique origine les Algues englobées dès le début ; ou bien de la spore naît d'abord un complexe purement mycélien, qui peut persister longtemps et continuer son développement sous cette forme incomplète ; incapable, en particulier, de fructifier, jusqu'au moment où il rencontre des Algues libres, qui sont alors incorporées et continuent à se multiplier dans le thalle. Le premier cas est le plus fréquent ; le second est réalisé chez *Opegrapha varia*, *Graphis scripta* et sans doute chez d'autres Lichens hypophléodes. Ce second type fait le passage avec certains Lichens inférieurs, tels que *Arthonia epipasta*, qui peut se développer et même fructifier en l'absence complète de gonidies : certains auteurs refusent d'y voir des Lichens ; ce n'est pas l'avis de FRANK, qui y voit le degré extrême d'une association où les relations sont plus ou moins étroites. Dans le cours de ses descriptions, il affirme à plusieurs reprises l'activité perforante des gonidies *Trentepohlia* et des hyphes : le liège ne serait pas un obstacle à l'expansion des éléments du thalle, qui le traverseraient en tous sens comme un substratum homogène.

C'est surtout sur ce dernier point qu'ont porté les recherches de LINDAU (23). Il en conclut très nettement que FRANK a fait erreur et que ni les hyphes, ni les gonidies n'ont de pouvoir de perforation ou de dissolution : leur extension dans l'écorce suit la production de déchirures ou de décollements dus à des causes diverses. Un bon nombre d'espèces hypophléodes et épiphléodes sont étudiées en détail, parmi lesquelles *Graphis scripta*, *Arthonia radiata* ; LINDAU y constate un thalle presque homéomère, offrant peu de différences d'une écorce à l'autre.

REINKE (29) a consacré plusieurs pages aux Graphidées ; mais, malgré le titre de son travail, la morphologie du thalle proprement dit n'y est point étudiée ; l'auteur n'a en vue que le problème des relations phylétiques et ne fait intervenir que les détails tirés de l'apothécie.

On voit donc, d'après ce court résumé bibliographique l'étude anatomique du thalle des Lichens crustacés corticoles et, en particulier, des Graphidées, n'a, pour ainsi

dire, fait l'objet d'aucune recherche directe quelque peu généralisée. Ce fait est à opposer aux nombreuses recherches effectuées sur les Lichens crustacés saxicoles, telles qu'en ont publié BACHMANN (2, 3), FRIEDERICH (11), FUNFSTUCK (12-14), LANG (20), STAHLER (31) et d'autres. La cause de cette différence doit-elle être cherchée dans l'attrait de la difficulté, ou dans la conviction, tirée d'un examen superficiel, que « tout se ressemble » dans le thalle des Lichens crustacés corticoles ? Je ne saurais le dire. Pour ma part, j'ai tiré, des recherches résumées dans ce travail, la conviction contraire que « tout ne se ressemble pas », et que l'étude de thalles aussi simples que ceux des Lichens hypophléodes est assez riche de faits anatomiques et biologiques pour mériter qu'on s'y attache.

Je ne définirai pas dès maintenant la notion d'hypophléodisme : cette notion ressortira d'elle-même dans le cours de mon étude. Provisoirement, considérons comme hypophléode un thalle dont les éléments, hyphes et gonidies, forment avec les couches superficielles de l'écorce un tout inséparable. Dans la première partie, je m'attacherai à donner les raisons anatomiques ou biologiques des caractères extérieurs du thalle.

Dans la seconde partie, je traiterai de l'anatomie intime du thalle et de ses relations avec le substratum : caractères généraux de la structure anatomique, variations de la structure avec les différentes espèces, avec le substratum et avec l'âge. La question de l'activité perforante des éléments du thalle vis-à-vis des membranes cellulaires de substratum y sera traitée par mode de conclusion.

Dans la troisième partie, je donnerai le résultat de mes observations touchant les organes de reproduction.

Ces recherches ont été faites au Laboratoire de Botanique de l'Université catholique d'Angers, aidées à leur début par les conseils et les encouragements de M. l'abbé HY, mon maître et mon prédécesseur, ainsi que de M. l'abbé HUE : j'ai le grand regret de ne pouvoir dédier ces pages qu'à la mémoire de ces savants, morts tous deux dans les derniers mois de la guerre.

PREMIÈRE PARTIE

CARACTÈRES EXTÉRIEURS DU THALLE

I. — FORME GÉOMÉTRIQUE DE LA TACHE LICHÉNIQUE.

Le thalle des Lichens hypophléodes, en particulier des Graphidées, est ordinairement à contour elliptique, du moins quand il est isolé ; le grand axe de l'ellipse est horizontal, c'est-à-dire suit un cercle du tronc. LINDAU (23, p. 8) ne donne pour raison de cette inégalité d'extension extérieure que « l'accroissement en épaisseur de l'arbre » : le thalle du Lichen serait donc simplement étiré transversalement, en même temps que l'écorce. GALLOE (16, p. 138) accepte cette explication et oppose l'allure des Lichens corticoles à celle des Lichens lignicoles, dont le thalle s'étend suivant la direction des fibres du bois. La raison donnée par LINDAU est certainement insuffisante, et le contraste signalé par GALLOE n'est qu'apparent.

D'abord, même les jeunes thalles présentent cette allure elliptique : le rapport des axes de l'ellipse devient très rapidement égal à $2/1$ par exemple, dans une période où le diamètre et, par conséquent, la circonférence de l'arbre ne s'accroissent que dans une proportion beaucoup plus faible.

De plus, le rapport des axes varie considérablement avec les écorces ; il est souvent égal à $2/1$, sur le Châtaigner, par exemple ; mais sur le Houx, sur le Lierre, il se rapproche de $1/1$, tandis que, sur le Cerisier ou le Bouleau, il peut atteindre $10/1$; or la croissance du Bouleau n'est pas cinq fois plus rapide que celle du Châtaigner : le rapport inverse serait plus proche de la réalité.

Enfin l'inégalité de croissance du thalle suivant les deux axes est accompagnée d'une inégalité de croissance des lirelles. Sur le Houx, le Lierre, les lirelles, souvent, ne marquent pas de préférence pour une direction particulière ; sur le

Châtaigner, elles manifestent une préférence pour la direction transversale, parallèle au grand axe de la tache ; sur le Cerisier, le Bouleau, elles sont toutes droites, très allongées et parallèles entre elles, suivant la direction du grand axe : aspect très caractéristique, cause de dénominations telles que *Graphis recta*, *Opegrapha parallela*. Or ici, de toute évidence, on ne peut faire intervenir l'étirement de l'écorce : les lirelles ont une croissance terminale et non intercalaire.

Au contraire, tout s'explique à la fois, allongement du thalle et allongement des lirelles dans la même direction, différences d'allongement d'une écorce à l'autre, si on examine des coupes tangentielles des différents lièges : dans le Houx, les deux dimensions des cellules de liège sont souvent presque égales ; dans le Châtaigner et bon nombre d'autres écorces, elles sont sensiblement dans le rapport 2/1 ; dans le Cerisier, ce rapport est de 10/1. Le thalle du Lichen étant complètement renfermé dans le liège, la conclusion s'impose d'elle-même : la forme de la tache lichénique et la direction des lirelles dépendent des dimensions des cellules du liège (Pl. III, fig. 5 et 5 bis à 8 et 8 bis).

Pour expliquer cette dépendance, il suffit de constater, comme l'a fait LINDAU, que les éléments du thalle n'ont point de propriétés perforantes, et que, pour s'étendre dans le liège, ils doivent utiliser des déchirures et des décollements ; s'il en est ainsi, — et je le démontrerai une fois de plus, — la résistance à l'extension dans une direction donnée est évidemment proportionnelle au nombre de cloisons rencontrées dans cette direction.

Le thalle des Lichens hypophléodes suit donc le « fil du liège », comme celui des Lichens lignicoles suit le « fil du bois », et déjà il est permis de considérer comme de pures formes stationnelles les prétendues espèces ou variétés : *Graphis recta*, *Opegrapha parallela*, *O. Cerasi*.

II. — COULEUR DE LA TACHE LICHÉNIQUE.

La couleur du thalle des Graphidéas varie du gris verdâtre, propre à l'écorce habitée, au blanc plus ou moins pur, avec

quelques cas de couleurs spéciales, telles que le vert sale ou le brun rougeâtre. La surface peut d'ailleurs être lisse, ou mate, ou pulvérulente.

A. *Thalle concolore à l'écorce*. — Deux cas peuvent se présenter. Dans certains *Arthonia* (*A. anastomosans* Nyl.), les éléments du thalle sont peu nombreux; le liège habité n'est pas sensiblement désorganisé : la tache lichénique est à peine visible, et on ne reconnaîtrait pas la présence d'un Lichen sans les lirelles. Chez *Graphis Lyellii*, qui représente l'autre cas, les éléments du Lichen sont au contraire fortement développés, mais à une assez grande profondeur; la couche à gonidies se trouve recouverte par un grand nombre de travées de liège, dont les plus extérieures sont presque intactes, à peine désarticulées par les hyphes.

B. *Thalle blanchâtre*. — Comme l'avait reconnu De Bary, la couleur blanche du thalle est due à ce que les couches extérieures sont plus ou moins décollées les unes des autres et que l'air emprisonné dans les interstices y produit des phénomènes de réflexion et de réfraction multiples. La couleur blanche peut se rencontrer chez les Lichens à thalle mince (*Arthonia galactites*), comme chez les Lichens à thalle épais (*Graphis dendritica*, *Gr. sophistica*). Dans le premier cas, le thalle se réduit presque exclusivement à quelques hyphes qui habitent tout près de la surface : la couleur blanche produite par ce décollement superficiel n'est pas contre-balancée par la couleur verte ou brunâtre des gonidies très peu nombreuses et même complètement absentes dans cette espèce. Dans les autres cas, les gonidies sont plus nombreuses, mais l'écorce est désarticulée jusqu'à une grande profondeur.

Ce rôle des interstices remplis d'air dans l'aspect blanchâtre n'est pas d'ailleurs particulier aux Lichens que nous étudions : la couleur des grands Lichens fruticuleux ou foliacés dépend de leur état d'imbibition; le thalle desséché, rempli d'air, d'*Umbilicaria pustulata*, par exemple, est d'un blanc grisâtre, tandis qu'il est d'un vert-olive noirâtre quand il est imbibé d'eau. De même, le thalle blanchâtre des Graphidéas peut perdre notablement de son éclat quand on le plonge dans l'eau assez longtemps.

Un autre élément important dans la coloration du thalle est l'acide oxalique : c'est à l'acide oxalique que sont dus, par exemple, les élégants lisérés blancs qui bordent les lirelles de *Graphis Lyellii*, *Opegrapha rufescens* var. *subocellata* Ach. Une coupe transversale d'une lirelle de la première espèce (Pl. 33, fig. VIII) montre, appuyés au périthèce, deux véritables contreforts, largement assis à la base et enfoncés dans le thalle, remontant jusqu'au sommet du mur périthécial. Ces contreforts sont constitués par de nombreux cristaux, de toutes dimensions, parfois très gros, tellement serrés les uns contre les autres qu'ils semblent à eux seuls remplir tout l'espace ; la coupe traitée par l'acide chlorhydrique et colorée au bleu-coton montre cependant, lâchement distribuées dans tout le massif, quelques hyphes, plus fines que les hyphes ordinaires du thalle. C'est encore en grande partie à l'acide oxalique que les *Graphis* doivent la coloration blanche de leur thalle, beaucoup plus générale dans ce genre que dans les autres genres de Graphidées ; certains échantillons de *Graphis scripta* en particulier en sont tellement farcis que le thalle paraît tout transformé en oxalate. Cette accumulation de cristaux, dont la signification physiologique est à chercher, n'est pas sans influencer sur la distribution des éléments du thalle : l'allure qu'on pourrait appeler spécifique du *Graphis* étudié en est plus ou moins profondément modifiée ; c'est ainsi que là où d'ordinaire la couche à gonidies est compacte, bien délimitée, l'accumulation d'oxalate la segmente, l'éparpille dans tout le thalle : alors un thalle de *Graphis dendritica* n'offre plus le contraste qu'il présente d'ordinaire avec celui de *Gr. scripta*.

C. *Thalle verdâtre*. — *Opegrapha viridis* Nyl. doit sa couleur verte à ses gonidies nombreuses, relativement grosses et situées superficiellement. Il n'est pas rare, d'ailleurs, que la couleur verdâtre du thalle de certains Lichens hypophléodes soit due à des Algues étrangères végétant à la surface de l'écorce.

D. *Thalle rouge brunâtre*. — *Opegrapha rufescens* Pers. est remarquable par ses gonidies également grosses et nombreuses, contenant une telle proportion de globules rouges

que la chlorophylle y est presque complètement masquée (Pl. IX, fig. 35) ; si on gratte légèrement le thalle avec une aiguille spatulée, sous le microscope binoculaire par exemple, on voit très nettement apparaître la couleur orangée des gonidies, jusque-là légèrement voilées, maintenant mises à nu par plaques.

III. — ÉTAT DE LA SURFACE DU THALLE.

Le thalle peut être lisse ou pulvérulent. *Graphis dendritica* et *Gr. sophistica*, végétant côte à côte sur la même écorce de Châtaigner, présentent une différence très nette à ce point de vue : à une petite distance, la couleur et l'aspect sont semblables, mais de près on constate que la surface du premier est mate, légèrement pulvérulente, tandis que celle du second est luisante, compacte ; en coupe, cette différence correspond à une désagrégation plus ou moins avancée des couches superficielles du thalle chez *Graphis dendritica*, tandis que, chez *G. sophistica*, la couche superficielle est intacte. Le maximum de luisant est atteint chez *G. Lyellii*, dont le thalle se développe en profondeur, respectant presque complètement les couches extérieures du liège. Des relations semblables s'observent dans d'autres groupes de Lichens d'écorce : chez *Verrucaria nitida*, l'écorce est peu désorganisée, le thalle est luisant ; mais la couche à gonidies est très voisine de la surface, ce qui donne au thalle une couleur olive. Chez les *Pertusaria*, qui sont blancs et luisants, le thalle reste blanc même quand on l'imbibe d'alcool ; en coupe, on constate que la couche à gonidies est assez profonde, recouverte par un complexe d'hyphes serrées, qui masque les gonidies et donne au thalle sa couleur blanche.

Les lirelles offrent d'ordinaire un épithécium noirâtre, dû à une sorte de cutinisation de l'extrémité des paraphyses ; mais parfois aussi cet épithélium est d'un blanc mat et des variétés, sinon des espèces, doivent à ce caractère leur nom de *pulverulenta*, *pruinosa*. Les raisons anatomiques de cette particularité sont de deux sortes. Dans le cas le plus général, la pruinosité est due au fait que les paraphyses,

au lieu de rester soudées les unes aux autres jusqu'à leur extrémité, et de former ainsi une surface unie, présentent des extrémités libres, légèrement espacées les unes des autres : l'air retenu dans ces espaces donne l'aspect blanchâtre ; si on humecte l'épithécium avec de l'eau, ou mieux avec de l'alcool, l'aspect prumineux disparaît, l'épithécium devient noir : il redevient prumineux en se desséchant.

Dans quelques cas particuliers, la pruine blanchâtre des lirelles peut être due à toute autre chose. J'ai trouvé, dans des échantillons d'herbier de *Graphis dendritica* var. *pulverulenta*, l'apothécie vide de ses éléments normaux, asques et paraphyses, et remplie d'éléments thallins, hyphes et gonidies ; de toute évidence, il s'agit d'un état de sénilité, marqué d'ailleurs par le rapprochement des lirelles, multipliées et souvent tassées les unes contre les autres : l'activité reproductrice s'est épuisée, mais il reste encore une certaine activité végétative : le thalle continue à multiplier ses éléments, qui débordent le périthécium, avec d'autant plus de facilité que, chez *Graphis dendritica*, le périthécium émerge à peine et que le disque est au niveau du thalle.

Est-il nécessaire de faire remarquer que des espèces ou des variétés fondées sur de pareils caractères n'en sont vraiment pas et ne font qu'encombrer la littérature et les herbiers ? Les noms eux-mêmes de *pulverulenta*, *pruinosa*, ne correspondent pas à la réalité : il n'y a ni poussière, ni pruine, il n'y a que de l'air emprisonné.

IV. — LIMITES DU THALLE.

Les taches lichéniques sont souvent sillonnées par des lignes noirâtres, et certaines variétés de *Graphis* leur doivent leur nom : *G. scripta* var. *limitata* Pers. Or je n'ai jamais rencontré de thalle isolé et unique par son origine, présentant à son pourtour le liséré noir dont il est question. L'unité d'origine d'un thalle de *Graphis*, par exemple, peut être suffisamment indiquée par deux caractères : le contour est assez régulièrement elliptique, et l'ensemble de la tache montre un *decrecendo* dans l'état de développement des lirelles, depuis le centre de la tache jusqu'au bord. Au contraire, le liséré noir

peut apparaître : 1^o quand deux thalles d'espèces différentes viennent au contact l'un de l'autre ; 2^o quand deux thalles d'une même espèce se rencontrent, et c'est ce dernier fait qui a donné lieu à l'illusion des variétés *limitata*. En réalité, les lignes noires ne sont pas apparues en plein thalle ; elles indiquent seulement la limite d'individus primitivement distincts ; quand les thalles sont assez jeunes et que leur rapprochement est récent, il est facile de s'en convaincre : les bords en contact séparés par une ligne noire sont de nature purement thalline, ou ne portent que des ébauches de lirelles.

Ces lignes noires sont constituées par des hyphes cutinisées ; elles ne sont pas seulement superficielles, mais elles se continuent en profondeur à la façon d'un mur ou d'une nappe de même épaisseur qu'à la surface. Dans le cas où les deux thalles ont un développement en profondeur assez différent, la ligne noire de séparation est, en coupe, plus ou moins oblique.

BITTER (5) a consacré tout un mémoire à cette question des réactions de contact entre thalles de Lichens. Pour ce qui regarde les Lichens crustacés, il distingue plusieurs cas : 1^o les thalles appartiennent à une même espèce et alors pas de ligne noire chez *Variolaria globulifera* Turn., *Pertusaria coronata* (Ach.), mais une ligne noire chez *Graphis scripta* et *Verrucaria nitida* ; 2^o les thalles appartiennent à des espèces différentes, et alors pas de ligne noire au bord de *Variolaria amara*, *Pertusaria communis*, mais une ligne noire entre *Graphis scripta* et *Arthonia ruanidea*, entre *Graphis scripta*, *G. elegans* et *Thelotrema lepadinum*, etc. Les Pertusariées sont particulièrement remarquables par leur puissance d'invasion vis-à-vis des autres Lichens crustacés et même des Lichens foliacés et fruticuleux. Nulle part BITTER ne signale de ligne noire dans un seul et même individu, ni de différences de réaction au contact pour deux espèces données. Mes propres recherches aboutissent au même résultat. Il suffit, d'ailleurs, de regarder les échantillons de *Graphis limitata* distribués par MALBRANCHE, OLIVIER, par exemple, pour y reconnaître la pluralité originare des thalles. Ici donc encore

la prétendue variété n'est qu'une illusion et n'a pas de droit à être conservée.

Quelle est la signification de ces lignes noires? Évidemment celle d'une séparation et d'une protection. Les hyphes cutinisées se rencontrent normalement dans l'enveloppe de l'apothécie, où elles jouent certainement un rôle protecteur. Ici, le Lichen lutte pour l'individualité de son thalle. Il n'est pas surprenant que cette lutte s'exerce entre deux espèces différentes, mais elle est plus inattendue dans une seule et même espèce, le thalle d'un Lichen crustacé ayant plutôt l'allure d'une colonie que celle d'un individu.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE DU THALLE

I. — GÉNÉRALITÉS.

Les difficultés que présente l'étude anatomique du thalle des Lichens crustacés hypophléodes, et en particulier des Graphidéas, résultent du fait que la disposition des éléments du thalle varie considérablement avec la nature du substratum. Quand on coupe au hasard les principales espèces de *Graphis*, par exemple, sur des écorces variées, on constate bien quelques différences, mais les différences sont quelquefois plus sensibles entre deux échantillons d'une même espèce de *Graphis* sur deux écorces différentes qu'entre deux espèces distinctes sur écorces quelconques. L'allure due au substratum s'ajoute à l'allure propre à l'espèce, soit en l'exagérant, soit plutôt en l'atténuant. L'impression qu'on en retire est donc que tout se ressemble et que le thalle ne peut donner aucun caractère différentiel.

Avant de rechercher ces caractères différentiels, essayons de donner un schéma de structure pour la généralité du groupe. LINDAU, qui a de plus près étudié cette structure dans un certain nombre de Lichens crustacés corticoles, en conclut (23, p. 5) : « Les trois couches qu'on rencontre nettement chez les Lichens supérieurs (couche corticale, gonidiale, médullaire) sont difficiles à distinguer chez les Lichens crustacés. On peut encore vaguement reconnaître les trois couches chez les Lichens épiphléodes, mais le thalle des hypophléodes peut être considéré comme *presque homéomère*... Cependant, dans tous les Lichens crustacés d'écorce, on trouve toujours des parties sans gonidies. » La zone profonde du thalle privée de gonidies est appelée par LINDAU « couche basale ».

A priori, on doit s'attendre à trouver, dans un organisme tel qu'un Lichen hypophléode, une structure beaucoup plus

simple que chez un Lichen foliacé ou fruticuleux. L'anatomie et la physiologie, ici comme ailleurs, sont en intime corrélation : les détails de structure ne sont pas de simples ornements destinés à différencier un être de son voisin ; ils ont leur raison d'être dans le mode d'existence et dans les besoins particuliers de l'espèce ou de l'individu. Les Lichens foliacés ou fruticuleux, dont l'appareil végétatif est entièrement ou presque entièrement libre dans l'atmosphère, sont obligés de se différencier un tissu protecteur formant cortex, tissu inutile à un organisme protégé par un revêtement d'écorce. Ce revêtement protecteur, dans l'ensemble du groupe des Lichens, est réalisé tout spécialement en faveur des Algues symbiotes, qui doivent trouver, dans leur situation relative au milieu du complexe d'hyphes, l'optimum d'éclairement nécessaire à l'assimilation chlorophyllienne, en même temps que l'optimum de protection. L'Algue symbiote a à se protéger contre deux menaces : 1^o menace à son existence d'ensemble, du fait de la dessiccation par exemple. La station normale des Algues gonidies à l'état libre est la paroi ombragée des rochers ou des arbres, tandis que la station d'un Lichen crustacé est souvent l'exposition en plein soleil. Quand il s'agit des Graphidées, les exigences des Algues symbiotes sont encore plus marquées : on sait, d'après les recherches de Bornet et de Frank, que les *Chroolepus*, même à l'état libre, ont une tendance à se développer dans le périderme du substratum ; 2^o menace à sa fonction chlorophyllienne : une lumière directe trop intense n'est pas la plus favorable à l'assimilation et même peut détruire la chlorophylle.

Une couverture quelconque est donc nécessaire aux Lichens, et le plus souvent les Lichens aériens présentent un cortex bien différencié, formé de plectenchyme, au-dessous duquel se trouvent les Algues, de moins en moins nombreuses au fur et à mesure qu'elles sont plus profondément situées. L'hyphe du Champignon s'est adaptée à ce rôle protecteur, la membrane s'est fortement épaissie, et le lumen de la cellule se réduit souvent au tiers de l'épaisseur totale. Mais, même chez les Lichens aériens, on trouve des cas où, pour une raison spéciale, la disposition des éléments s'éloigne de ce schéma :

chez les Lichens dits homéomères, un *Collema* par exemple, la protection de l'Algue, au double point de vue signalé, est réalisée par l'épaisse gangue de matière gélatineuse qui enveloppe les colonies de *Nostoc* ; si bien qu'un cortex de nature fongique n'a pas de raison d'être et n'existe pas : l'Algue protégée par sa gangue gélatineuse s'approche le plus près possible de la surface ; le Lichen est homéomère par ce défaut de cortex et non pas par une distribution égale des Algues dans tout le thalle, les parties profondes en contenant beaucoup moins que les couches superficielles ; ici, l'Algue se protège elle-même, bien mieux, c'est elle qui protège le Champignon, toujours grâce à ses sécrétions mucilagineuses, et, tandis que, chez les Lichens hétéromères, les hyphes ont des membranes très épaisses, si différentes de celles des Champignons ordinaires, chez les *Collema* la membrane fongique reste mince.

La structure du thalle des Lichens et en particulier la nature du cortex dépendent donc, en bonne part, des exigences de l'Algue ; si l'Algue se trouve protégée par une ou plusieurs couches de liège, comme il arrive le plus fréquemment chez les Lichens hypophléodes, elle n'a pas besoin d'un revêtement d'hyphes serrées en plectenchyme : en fait, je n'ai jamais trouvé, dans toutes mes recherches sur les Graphidées, rien qui rappelle un plectenchyme cortical.

La couche inférieure des Lichens foliacés est constituée par un complexe d'hyphes destinées à mettre le thalle en relation avec le substratum et surtout à l'y fixer ; chez les Lichens dont le thalle est en plus ou moins grande partie caché sous le liège des écorces, il est évident que cette nécessité n'existe pas : en fait, on ne trouve pas plus, chez les Graphidées d'écorce, d'hypothalle différencié que de cortex proprement dit.

La couche à gonidies constitue donc l'essentiel du thalle chez les Graphidées ; mais elle-même n'est pas régulière. Cette irrégularité est la conséquence du mode d'expansion des éléments du Lichen dans l'écorce : dans leur développement en surface et en profondeur, hyphes et gonidies ne trouvent pas l'espace libre ; ils doivent se conformer aux inégalités du substratum.

La conclusion de LINDAU, citée plus haut, est donc assez conforme à l'impression qu'on retire de l'étude des Lichens crustacés hypophléodes : ces Lichens sont presque homéomères.

Cependant, malgré le peu de différenciation des trois couches qu'on trouve normalement chez les Lichens supérieurs, on peut dire que, même chez les Lichens hypophléodes, ces trois couches existent toujours à un degré quelconque. La notion d'hypophléodisme, qui semble inclure l'inutilité d'un cortex propre au Lichen, est loin de se réaliser toujours d'une façon absolue ; même quand l'hypophléodisme est le plus accentué, je n'ai jamais rencontré le cas suivant : une ou plusieurs couches de liège intactes, inhabitées, recouvrant directement la couche à gonidies. Chez *Graphis Lyellii*, un des mieux caractérisés à ce point de vue, les nombreuses couches de liège qui recouvrent la couche à gonidies sont plus ou moins décollées les unes des autres et contiennent des hyphes qu'on peut appeler corticales. Dans la plupart des autres cas, d'ailleurs, le thalle, d'abord recouvert complètement par une ou plusieurs travées de liège, finit souvent, en se développant en épaisseur, par déchirer sa couverture, qui peut se trouver réduite en miettes et ne joue plus son rôle protecteur. Il est rare que la mise à nu atteigne franchement la couche à gonidies, qui reste protégée par une travée de liège plus ou moins désagrégée ; quand cependant, par exception, la protection de liège fait défaut tout à fait, le système des hyphes se développe au-dessus de la couche à gonidies, de façon à constituer une sorte de cortex, à la vérité rudimentaire et mal délimité vers l'extérieur, mais suffisant pour jouer son rôle protecteur ; dans ce cas, j'ai constaté assez régulièrement que les hyphes les plus externes sont plus ou moins vides de protoplasma, réduites à leur enveloppe épaisse et résistante (Pl. IV, fig. 9), comparables à un épiderme dont les cellules extérieures mortes servent à protéger les cellules vivantes plus profondes ; parfois même elles se cutinisent légèrement et prennent une teinte noirâtre (Pl. V, fig. 15) ; souvent, aussi, dans ce complexe qui joue le rôle de cortex physiologique, se trouvent des enveloppes

de gonidies mortes, ainsi que les débris des travées de liège désarticulées.

Au-dessous du cortex se trouve la zone à gonidies, plus ou moins développée, dont l'allure doit servir en première ligne à caractériser les divers types de thalles. Enfin, il est très rare que la couche à gonidies soit posée sur un fond où ne pénètrent au moins quelques hyphes. Quand le cas se présente, il doit s'expliquer par une sorte d'impénétrabilité locale des couches de liège ou de phelloderme sous-jacentes. Très souvent, sous la couche à gonidies, se développe une médulle, rudimentaire ou bien marquée, ou une mince zone d'hyphes rhizoïdes, dont le rôle n'est pas de fixer le Lichen au support, mais de frayer un passage aux gonidies.

On peut donc accepter l'existence de trois zones : sus-gonidiale, gonidiale et sous-gonidiale. Le développement d'ensemble, la position, l'importance relative des unes et des autres peuvent servir à caractériser les thalles étudiés.

La comparaison des espèces entre elles n'aboutit à rien de caractéristique, si l'on ne tient pas compte du substratum. Pour éliminer autant que possible l'influence du support, il faut s'adresser à des écorces de même nature et mieux encore à la même écorce : non pas seulement à la même essence d'arbre, mais au même individu, à la même zone d'écorce. Dans l'examen des coupes de Lichens hypophléodes, on est très vite frappé par ce fait que le thalle est très généralement renfermé dans les couches de liège ; or les auteurs qui ont étudié le liège, en particulier DOULIOT (8), signalent l'inconstance des éléments du liège d'un individu à l'autre dans une même essence, et souvent d'une branche à l'autre ; on ne saurait donc prendre trop de précautions à cet égard. J'ai été favorisé, dans mes recherches, par l'existence d'une localité (1) très riche en *Graphis*, où toutes les espèces françaises de ce genre croissent à côté les unes des autres sur des arbres aussi identiques que possible, dans un même taillis à haute tige, constitué principalement par des Châtaigniers. Je me suis souvent astreint à réaliser des coupes empiétant sur deux

(1) Herbignac (Loire-Inférieure).

espèces différentes ; cependant ce n'est pas d'ordinaire cette coupe limite que j'ai représentée dans mes dessins, parce que souvent elle est moins bien caractérisée qu'une coupe en pleine tache, aussi bien au point de vue du thalle qu'au point de vue des apothécies ; malgré cela, les différences au contact s'imposent assez pour témoigner qu'elles ne sont pas dues au substratum identique, mais bien aux propriétés spécifiques du Lichen.

II. — VARIATIONS DU THALLE AVEC L'ESPÈCE : QUELQUES TYPES DE STRUCTURE.

A. — *Graphis*.

Je prends comme type de support l'écorce lisse de Châtaigniers encore jeunes (vingt-cinq à trente ans) : toutes les espèces françaises de *Graphis* y ont été rencontrées en parfait état, voisinant les unes avec les autres : *G. scripta*, *elegans*, *sophistica*, *dentritica*, *inusta*, *Lyellii*. Le liège du Châtaignier à ce stade est formé de cellules présentant en moyenne les dimensions suivantes : $30 - 40 \mu \times 10 - 15 \mu \times 5 - 8 \mu$; elles sont donc deux à trois fois plus larges que hautes, et leur épaisseur est deux à trois fois moindre que leur hauteur. L'épaisseur des cloisons est de 2 à 3μ , chacune des lames en contact présentant à peu près la même épaisseur. Les cloisons normales à la surface de l'écorce sont parfois régulières, aussi épaisses que les cloisons tangentielles ; le plus souvent elles présentent vers l'extérieur ou au milieu un amincissement qui donne à la coupe de ces cloisons une allure triangulaire : cet amincissement est évidemment un point faible ; les tractions exercées dans un sens ou dans l'autre provoquent facilement une déchirure à ce niveau, de sorte que le liège s'exfolie, au lieu de s'émietter ; dans le cas contraire, c'est-à-dire quand la cloison normale ne présente pas de point faible, — et les deux cas peuvent se rencontrer dans la même coupe, — elle résiste mieux à la tension, et alors, au lieu d'une déchirure, on peut constater seulement un décollement au niveau de la lame moyenne.

Parmi les divers lièges que j'ai étudiés, je crois que celui du Châtaignier est un de ceux qui se laissent le plus facilement pénétrer par les Lichens crustacés ; c'est avec ce substratum, en tout cas, que j'ai constaté les meilleures différenciations du thalle des différentes espèces de *Graphis* ; avec le matériel homogène dont je disposais en grande quantité, les différences étaient si constantes et si sensibles qu'au seul aspect d'une coupe du thalle je pouvais souvent en faire l'attribution à une espèce donnée, ou du moins à un petit groupe d'espèces. Je ne prétends pas ajouter ainsi à la systématique une nouvelle méthode de détermination : les caractères tirés de l'apothécie et des spores restent toujours les plus accessibles et les plus constants d'un substratum à l'autre ; mais, dans un cas douteux, l'anatomie peut fournir des caractères distinctifs, et surtout les exemples que je vais donner montrent que, même chez les Lichens crustacés aussi simples que le sont les Graphidées, le thalle peut offrir des caractères spécifiques qu'on croyait inexistantes jusqu'ici.

A la vérité, cette croyance s'explique assez bien par le fait que les variations du thalle d'une même espèce, d'un substratum à l'autre, sont souvent plus considérables que les différences d'une espèce à l'autre sur la même écorce ; elle s'explique également par le fait qu'on a délaissé un peu trop les recherches systématiques de ce côté : les beaux travaux de BACHMANN (2, 3) sur les Lichens crustacés saxicoles, surtout calcicoles, montrant de grandes variétés spécifiques dans la structure du thalle, semblaient indiquer pourtant que des faits analogues devaient se rencontrer chez les Lichens crustacés corticoles.

Le thalle des *Graphis* peut se présenter avec deux allures anatomiques différentes, dont le caractère est déterminé par la zone à gonidies : cette zone peut être mal limitée, c'est-à-dire que les gonidies occupent plus ou moins uniformément tout le thalle et se distribuent entre toutes les travées de liège, décollées par diverses causes et habitées par les hyphes : c'est le cas de *Graphis scripta* et de *G. elegans* ; ou bien la zone à gonidies est nettement limitée sur une face ou sur l'autre, ou sur les deux faces, n'occupant qu'une portion de

l'épaisseur du thalle : c'est le cas des autres espèces de *Graphis* ; *G. sophistica*, *dendritica*, *inusta*, *Lyellii*. Dans le premier cas, on pourrait dire que le thalle est presque homogène ; dans le second, il est franchement hétérogène. Il est à noter déjà que, mis à part *G. sophistica*, les deux groupes de *Graphis*, caractérisés d'ailleurs par leurs lirelles et leurs spores, le sont aussi par leur thalle ; *G. sophistica*, qui se rapproche du premier (type *G. scripta*) par ses lirelles rimi-formes, se rapproche du second (type *G. dendritica*) par ses spores courtes, à divisions transversales peu nombreuses et s'éloigne des deux par les divisions murales des spores, appartient par son thalle au type du *G. dendritica*.

Le thalle des *Graphis* du premier groupe (Pl. 4, fig. II) présente donc, de l'extérieur vers l'intérieur :

1° Une, deux ou trois travées de liège, peu séparées les unes des autres et habitées seulement par des hyphes : c'est la couche corticale. Sur l'écorce lisse du Châtaignier, cette couche ne fait jamais défaut : le thalle, de ce fait, ne peut donc être dit complètement homogène ;

2° Deux ou trois travées plus largement écartées, habitées par des hyphes et des gonidies : celles-ci se rencontrent sensiblement aussi nombreuses jusque dans les profondeurs ;

3° Des hyphes isolées pénétrant le liège sous-jacent, dont la désagrégation n'est pas assez avancée pour permettre la pénétration des gonidies.

C'est donc la couche à gonidies qui constitue la plus grande partie du thalle, soit les $\frac{3}{4}$ ou les $\frac{4}{5}$. Il n'y a pas de couche médullaire.

Le premier groupe se trouvant ainsi caractérisé, est-il possible d'y rencontrer quelque variation qui permette de distinguer un thalle de *G. scripta* d'un thalle de *G. elegans* ? Extérieurement la tache du *G. elegans* se laisse aisément reconnaître par une teinte jaunâtre qui s'oppose au blanc cendré du *G. scripta* ; cette teinte est surtout marquée au bord de la tache, au contact d'une autre espèce de Lichen crustacé ; au microscope, elle paraît due à de petits corpuscules d'un jaune brun, de forme irrégulière, prenant le soudan, disséminés à l'extérieur du thalle. Quant à la structure intime et la distri-

bution des gonidies, je n'ai pu constater de différences sensibles entre *G. scripta* et *G. elegans*.

Le thalle des *Graphis* du second groupe présente, de l'extérieur vers l'intérieur (Pl. I et II, fig. 1 à 3) :

1° Une couche corticale, occupant deux, trois... jusqu'à dix travées de liège, suivant les espèces, d'autant moins désagregées qu'elles sont plus nombreuses : de la plus ou moins grande désagrégation de ces travées superficielles dépend l'allure pulvérulente ou lisse de la surface ;

2° Une couche à gonidies compacte, occupant souvent une seule, parfois deux travées de liège. Pour peu que le liège soit homogène, elle apparaît, dans les coupes colorées, comme une ligne bleue bien nette, parallèle à la surface de l'écorce et recouverte par une ligne rose de liège ;

3° Une couche médullaire, d'épaisseur variable suivant les espèces et suivant la position de la couche à gonidies ; dans tous les cas, elle est constituée par des hyphes irrégulières bosselées, ramifiées, enchevêtrées, anastomosées, formant ainsi un faux tissu assez lâche, où la direction des hyphes est très difficile à suivre. La limite des hyphes est encore plus difficile à saisir : la membrane en est incolore, y compris sa limite externe ; elle est, de plus, rebelle à toute coloration ; elle n'est donc perceptible ici ou là que grâce à quelque phénomène de réflexion ou de réfraction, et j'ai dû renoncer à en donner des figures exactes d'une étendue un tant soit peu notable. Cette allure des hyphes n'est pas, d'ailleurs, particulière à la couche médullaire : elle se rencontre aussi dans la couche corticale et dans la couche à gonidies ;

4° Des hyphes isolées, rhizoïdes, pénétrant le substratum.

Les *Graphis* du second groupe étant ainsi caractérisés par l'isolement dans le thalle de la couche à gonidies, peut-on distinguer les espèces par quelque caractère particulier ? L'espèce la mieux caractérisée et qui se distingue toujours du premier coup d'œil sur une coupe de quelque étendue est *G. Lyellii* (Pl. I, fig. 1). Ici la couche à gonidies est très profonde, souvent presque à la limite interne du thalle, recouverte par de nombreuses travées de liège occupées par des hyphes corti-

cales ; en particulier, les travées les plus extérieures sont peu désorganisées et séparées les unes des autres : le liège conserve donc extérieurement une allure presque normale, lisse, et la couleur de la tache de *G. Lyellii* reste à peine distincte de celle de l'écorce, un peu plus olivâtre seulement, contrastant avec la couleur blanchâtre et l'allure souvent pulvérulente de la tache des autres *Graphis*. A ces caractères bien tranchés du thalle s'ajoutent d'ailleurs des caractères très nets dans la lirelle (Pl. VIII, fig. 33) : le périthèce noir est épais et complet, se prolongeant sous l'hyménium par une ligne également noire et épaisse ; de plus, la lirelle est bordée suivant toute sa longueur d'un élégant liséré blanc, dû à de gros cristaux d'oxalate de chaux ; en coupe transversale, ce rebord blanc se présente comme un contrefort à base élargie, appuyant le périthécium ; dans les intervalles des cristaux qui le constituent se rencontrent des éléments mycéliens plus simples et plus fins que dans le reste du thalle.

G. sophistica montre (Pl. II, fig. 3) une structure intermédiaire entre celle de *G. Lyellii* et celle de *G. dendritica*. La couche à gonidies est encore assez profonde, mais moins que chez *G. Lyellii* ; les travées de liège recouvrantes sont moins nombreuses, mais les plus externes restent encore presque intactes : le thalle est donc cette fois franchement blanc, mais il est encore lisse. Par contre, la couche médullaire est plus fortement développée et apparaît comme une large bande presque incolore, traversée seulement par quelques filets bleus du contenu des hyphes et les traînées roses du liège fouillé par celles-ci.

G. dendritica (Pl. I, fig. 2) est celui des *Graphis* qui présente une couche à gonidies la plus superficielle : une ou deux travées de liège la recouvrent, habitées par des hyphes corticales ; au-dessous d'elles, une large zone médullaire, comme nous venons d'en voir chez *G. sophistica*. Le thalle habite donc, dans son ensemble, moins de travées de liège que les deux espèces précédentes ; la prolifération de ses éléments, sous la faible couverture d'une ou deux travées, aboutit plus rapidement à la désagrégation de celles-ci ; les hyphes corticales les débordent, formant de petits massifs

irréguliers extérieurs, le tout donnant au thalle un aspect pulvérulent.

Reste *G. inusta* Ach. (= *G. Smithii* de plusieurs auteurs). Je l'ai conservé dans la liste des espèces de *Graphis*, par scrupule. Malgré les faits que je vais signaler, en effet, je n'ose exprimer une certitude : j'ai du moins l'impression que ce *Graphis* n'est qu'une forme du *dendritica*. Les systématiciens distinguent le *G. inusta* du *G. dendritica* par les caractères suivants : 1^o réaction du thalle à la potasse (coloration rouge) plus rapide et plus intense ; 2^o lirelles plus courtes, moins ramifiées ; 3^o hypothécium incolore, tandis que chez *G. dendritica* il est légèrement noir. Le nom d'*inusta* fut donné par ACHARIUS (Syn., p. 85) à des échantillons d'origine canadienne. LEIGHTON (21, p. 86) distingua, dans les Lichens de Grande-Bretagne, un nouveau *Graphis*, qu'il appela *G. Smithii*, le plaçant dans la même section que *G. scripta*, c'est-à-dire dans une section différente de celle de *G. dendritica* ; NYLANDER (26, p. 396) accepta d'abord cette nouvelle espèce, puis (27, p. 227) la ramena au *G. inusta* d'ACHARIUS, la rangeant aux côtés de *G. dendritica* ; LEIGHTON (22, p. 431) se rallia à cette façon de voir ; MALBRANCHE (24, p. 102) n'accepta pas cette assimilation à une espèce exotique et garda le nom de *Smithii* ; OLIVIER (28, p. 83) fait de même, attribuant par erreur ce nom à NYLANDER ; HUE (18, p. 100) suit NYLANDER et LEIGHTON. De cette incertitude des auteurs résulte déjà une certaine obscurité touchant l'indépendance du *G. inusta*, tel qu'il est représenté en Europe. Parmi les caractères extérieurs, le plus frappant est l'allure des lirelles courtes et peu ramifiées : or ce caractère, d'après les observations que j'ai pu faire, n'est bien nette que sur des écorces particulières, par exemple : sur le Néflier, le Noyer ; et alors je constate : 1^o que ces écorces ne portent point de *G. dendritica* typique ; 2^o que les autres espèces de *Graphis* s'y rencontrant, par exemple : *G. scripta*, ont également une allure toute spéciale, telle que les auteurs descriptifs n'hésiteront pas à en faire des variétés. Sur le Châtaignier, qui m'a servi de support de comparaison, j'ai bien rencontré ici et là des échantillons de *Graphis* appartenant au groupe du

dendritica, dont l'apothécie présentait en coupe un hypothécium incolore, mais cela à côté d'échantillons ne présentant pas ce caractère, et extérieurement l'allure de la lirelle ne laissait rien deviner : le véritable *dendritica*, à hypothécium légèrement noir, se présente, sur ces Châtaigniers, avec des lirelles peu ramifiées, très différentes des lirelles étoilées, à rayons serrés, comme on en rencontre, par exemple, sur le Hêtre. Ajoutons, pour terminer, que la ligne noire hypothéciale de *G. dendritica* est souvent très faible, que chez *G. inusta*, comme l'observe HUE (18, p. 100), le périthécium se prolonge parfois en hypothécium incomplet, que des variations analogues dans l'extension du périthécium sont fréquentes chez les autres espèces de *Graphis*, et qu'en dehors de ce point de détail la structure de l'apothécie de *G. inusta* ne présente aucune différence sensible avec celle de *G. dendritica*, ni dans l'épithécium, ni dans le périthécium, ni dans les asques, ni dans les paraphyses, ni dans les spores.

L'extension en profondeur du thalle des *Graphis* est, en général, plus considérable que dans les autres groupes de Graphidéas : elle atteint en moyenne 70 à 100 μ , avec un maximum chez *G. Lyellii* et *G. sophistica*, où je l'ai vu atteindre 200 μ .

Les diverses espèces de *Graphis* présentent encore une différence sensible dans la production d'oxalate de chaux : le thalle de *G. scripta* en est toujours plus abondamment muni que les autres.

B. — Opegrapha.

Sur les Châtaigniers à écorce lisse qui m'ont fourni tous les *Graphis* que je viens de passer en revue, je n'ai rencontré, en fait d'*Opegrapha*, que *O. atra*, assez commun, et *O. herpetica*, plus rare.

En coupe, le thalle d'*O. atra* se présente avec une allure simple et irrégulière à la fois, qui le différencie d'un thalle de *Graphis*. L'écorce est encore assez profondément habitée, en moyenne jusqu'à 50 à 70 μ , sensiblement moins par conséquent que dans un *Graphis* ; mais tout le thalle semble cons-

titué par des îlots de gonidies, mêlées d'hyphes, épais de 30 à 40 μ , recouverts par plusieurs couches de liège et reposant sur un liège à peine habité par quelques rares hyphes rhizoïdes. La couche sus-gonidiale est souvent très pauvre en hyphes, et les 3 à 10 couches de liège qui recouvrent la couche à gonidies sont souvent presque intactes : c'est de l'hypophléodisme parfait ; les îlots de la couche à gonidies sont tantôt compacts, tantôt divisés en plusieurs étages par une ou deux travées de liège ; ces îlots sont séparés les uns des autres par des espaces où le liège est intact, espaces presque aussi larges parfois que l'étendue d'un îlot ; ici et là, au niveau de ces îlots riches en gonidies, se rencontrent des îlots purement fongiques, sans gonidies. En somme, à égalité d'écorce, la structure d'*Opegrapha atra* est plus simple que chez les *Graphis*.

Le thalle d'*Opegrapha herpetica* présente un tout autre aspect. Il atteint sensiblement la même épaisseur ; mais il se distribue tout entier entre deux à quatre couches de liège, largement séparées les unes des autres ; les gonidies y sont distribuées à peu près uniformément, les plus extérieures presque superficielles. Un caractère qui frappe l'attention est la grosseur relative des gonidies, au sujet desquelles je m'étendrai quelque peu.

Chez tous les *Graphis* étudiés, chez les *Arthonia* dont je parlerai, chez *Opegrapha atra*, *O. vulgata*, les gonidies se présentent bien avec la forme et les dimensions décrites par BORNET et d'autres, qui les rapportent au *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Les cellules (Pl. IX, fig. 37), disposées en filaments ramifiés, sont sensiblement deux fois plus longues que larges, et leur paroi est mince ; la forme, en particulier, n'est pas sans varier avec la situation de la gonidie : les cellules sont d'autant plus allongées, plus étroites, que leur compression de la part des tissus voisins est plus considérable : les portions de thalle qui se trouvent superficielles contiennent des gonidies presque globuleuses, tandis que les portions de thalle qui se trouvent en profondeur contiennent des gonidies étirées, parfois presque linéaires : mes dessins en fournissent plusieurs exemples, en particulier la figure 37 de la planche XI, où l'on peut voir un filament de *Trentepohlia* en train de se

glisser entre deux couches de liège. Mais ces variations de forme sont toujours localisées, et leur raison d'être apparaît clairement.

Il n'en va plus de même pour les gonidies de plusieurs espèces d'*Opegrapha*, telles que *O. herpetica* Ach. (Pl. IX, fig. 36), *viridis* Pers., *lyncea* (Ach.). Dans ces deux dernières espèces surtout, les gonidies sont nettement globuleuses, sphériques ; elles sont presque deux fois plus grosses que dans le cas général ; leur membrane est épaisse ; l'allure filamenteuse, encore perceptible cependant, est beaucoup moins marquée. Faut-il attribuer ces différences au fait que les espèces en question habitant des écorces rugueuses, peu ou point pénétrables pour les éléments du thalle, celui-ci reste presque entièrement superficiel ? Les gonidies présenteraient alors au maximum la tendance à la forme globuleuse déjà signalée. Ou bien faut-il voir dans ces gonidies globuleuses une espèce ou une variété de *Trentepohlia* différente de *T. umbrina* ? Je penche pour cette dernière hypothèse : car, d'une part, les gonidies assimilables à *T. umbrina*, celles des *Graphis* par exemple, même superficielles, n'affectent jamais une forme aussi nettement sphérique, et, d'autre part, les grosses gonidies d'*Opegrapha herpetica* qu'on peut trouver en profondeur notable dans l'écorce ne perdent point leur allure globuleuse. La question demande de plus amples recherches, et elle appartient autant et plus aux Algologues qu'aux Lichénologues.

Une question de même genre se pose au sujet de la variété *rufescens* Pers. d'*O. herpetica*. Là encore (Pl. IX, fig. 35), les gonidies sont plus globuleuses et plus grosses que des *Trentepohlia umbrina* typiques ; mais surtout les cellules sont bourrées de gouttelettes ou de corpuscules rouges qui masquent plus ou moins complètement les chloroplastes et qui donnent au thalle cette couleur rouge sale à laquelle il doit son nom.

C'est dans un thalle de *O. herpetica*, à grosses gonidies, que j'ai rencontré quelques exemples bien nets de suçoirs internes émis par les hyphes. Les figures 17 à 20 de la planche V ne peuvent guère s'interpréter dans le sens d'un simple contact :

dans la figure 17, la gonidie a été vidée par le passage du rasoir; on y voit un suçoir à deux branches qui y a pénétré presque jusqu'au centre; la figure 18 montre un suçoir peu profond et un autre qui a traversé complètement la cavité de la gonidie; dans la figure 19, on peut noter la désorganisation du contenu cellulaire sous l'influence du suçoir interne; la figure 20 montre deux suçoirs qui ont pénétré par le fond de la gonidie puis se sont relevés, apparaissant en coupe transversale au centre de la gonidie. La théorie de SCHWENDENER-BORNET n'est plus guère discutée, mais le mode de relation entre les deux composants des Lichens l'est davantage: je n'ai pas cru inutile d'ajouter ces quelques faits à la liste des faits semblables signalés par SCHWENDENER, BORNET... et récemment par M^{lle} MAMELI (25).

C. — *Arthonia*.

Arthonia cinnabarina Wall. est assez commun sur les Châtaigniers lisses. En coupe, le thalle se présente avec une épaisseur comparable à celle d'*Opegrapha atra*; mais la distribution des éléments est différente: au lieu d'une constitution en îlots, c'est plutôt d'une constitution feuilletée qu'on peut parler; les gonidies ont encore tendance à occuper les zones profondes, mais elles se trouvent en couches minces, et, au-dessus d'une ou deux couches minces à gonidies, les travées de liège groupées par deux ou trois sont séparées par des zones incolores, contenant presque exclusivement des hyphes, et cela presque jusqu'à la surface de l'écorce.

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier d'autres *Arthonia* sur mes Châtaigniers, mais l'examen de plusieurs espèces sur des écorces variées permet d'y voir des différences qu'il est impossible d'attribuer complètement à l'influence du substratum. C'est même dans ce genre *Arthonia* qu'on trouve les différences les plus considérables dans le thalle d'une espèce à l'autre; seulement il s'agit plutôt de différences d'intensité de développement en épaisseur que de différence de distribution des éléments. Je me contenterai de décrire succinctement le thalle de *A. spectabilis* Ftw., *A. anastomosans* Nyl. et *A. galactites*

Duf. ; les deux premières espèces sont d'ailleurs à rapprocher, du fait qu'elles ont toutes deux des spores murales.

L'échantillon d'*A. spectabilis* étudié provient des *exsiccata* de Lojka ; le substratum est un *Carpinus*, dont le liège se rapproche de celui du Châtaignier, avec un peu moins de régularité dans l'alignement des cloisons tangentielles. Le thalle s'étend jusqu'à une profondeur moyenne de 70 μ , s'étageant en deux ou trois zones, séparées par des couches de liège : cinq à huit travées de liège sont ainsi habitées ; la couche à gonidies est épaisse de 20 à 30 μ , plus ou moins compacte et plus ou moins rapprochée de la surface ; en plusieurs points, une couche médullaire assez nette. En somme, thalle comparable à celui d'un *Graphis*, par la profondeur de pénétration et l'importance de la couche à gonidies. Extérieurement, tache blanchâtre bien marquée, comme celle d'un *Graphis*.

L'échantillon d'*A. anastomosans* provient de la collection De La Godelinais (forêt de Fougères) : le substratum est l'écorce lisse de Bourdaine (*Rhamnus Frangula*), dont le liège rappelle encore celui de Châtaignier. La distribution du thalle est très irrégulière : en certains points, il est nettement visible, s'étendant jusqu'à 50 μ en profondeur, s'étageant entre huit à dix couches de liège ; mais, même alors, la désorganisation du liège est faible, les couches superficielles sont à peu près intactes, les autres sont à peine décollées par un maigre développement d'hyphes et de gonidies ; dans la plus grande partie de l'écorce, et même au voisinage des apothécies, le thalle est à peu près nul, les couches de liège presque intactes ; cependant un peu partout la présence du thalle, représenté seulement par quelques hyphes, se manifeste par un léger écartement du liège à un ou deux niveaux. La tache lichénique, par suite, est en général celle de l'écorce, sauf aux points où le thalle est plus développé, marqués par des macules blanchâtres.

Le thalle d'*A. galactites* est établi sur l'écorce lisse d'un Peuplier, dont le liège est encore comparable à celui de Châtaignier. L'écorce est habitée jusqu'à une profondeur de 70 μ , comprenant six à huit couches de liège, mais cette fois exclusivement par des hyphes ; toutes les couches de liège

sont décollées les unes des autres, mais très légèrement. Cette allure feuilletée, dont les intervalles renferment surtout de l'air, donne au thalle sa couleur blanc de lait.

III. — VARIATIONS DU THALLE AVEC L'ÉCORCE.

Le liège du Châtaignier, même jeune, comme celui des autres essences, est loin d'être homogène, non seulement d'un arbre à l'autre, mais encore sur le même arbre et jusque dans la même coupe : les dimensions des cellules peuvent varier du simple au double, ainsi que l'épaisseur des membranes et que la cohésion des cellules adjacentes. Or la pénétration des éléments du thalle dépend essentiellement de déchirures et de décollements dans le liège : il ne faut donc pas s'étonner de trouver des variations assez grandes de la distribution de ces éléments dans une seule et même espèce, du fait de l'écorce. C'est ainsi, par exemple, que la couche à gonidies de *Graphis dendritica*, qui est normalement compacte, peut se trouver divisée ici ou là en deux couches par une travée de liège, comme le montre déjà la figure 2 de la planche 1. La structure que j'ai décrite et figurée comme caractéristique est donc plutôt une structure type vers laquelle tend l'espèce en question, ou, si l'on veut, le facies qu'elle affecte le plus souvent et qu'on ne rencontre pas dans les autres espèces.

L'allure extérieure du thalle et des lirelles, je l'ai déjà fait remarquer, est remarquablement constante, quand on s'adresse à une écorce aussi homogène que possible : des surfaces considérables peuvent être recouvertes du même *Graphis*. Il ne s'agit pas d'un seul thalle dont l'extension n'a pas été gênée par la concurrence, mais de nombreux thalles installés à des périodes voisines, finissant par se rapprocher et recouvrir complètement l'écorce ; la nature coloniale de ces taches étendues et l'individualité des thalles constituant la colonie restent perceptibles, grâce aux lignes noirâtres qui sillonnent la tache et qui montrent, à leur voisinage, de chaque côté, des lirelles plus jeunes ou même une zone sans fructification ; j'ai noté également que cette allure n'est jamais identique quand on compare deux taches de la même

espèce de *Graphis* sur deux écorces différentes : cette variation due à l'écorce, ajoutée aux variations dues à l'âge, est certainement la cause principale de la multiplication de noms dont souffre la systématique des Graphidées.

Même sur mes jeunes Châtaigniers, j'ai pu observer de ces variations. Les échantillons qui m'ont servi de type ont été pris sur des zones d'écorce étagées entre 1 et 2 mètres au-dessus du sol, là où l'écorce est encore lisse ; mais, à la base des mêmes arbres, l'allure du thalle n'est déjà plus exactement la même : la thalle n'a pas le même blanc, les lirelles sont d'ordinaire plus saillantes : on pourrait en faire des variétés différentes. Ces différences proviennent sans doute de la nature de l'écorce, qui montre de nombreuses et profondes crevasses, mais aussi de l'âge du Lichen.

La dépendance du substratum est encore bien mise en évidence par certains accidents locaux de l'écorce, par exemple par les bourrelets cicatriciels recouvrant une ancienne insertion de rameau ; le liège possède, en ces points, des éléments particulièrement serrés et disposés en cercle : sur des cicatrices semblables de Bouleau, par exemple, les lirelles de *Graphis elegans* sont courbées et disposées concentriquement par rapport au centre de la cicatrice ; les lirelles de *G. dendritica*, dans les mêmes conditions, sont ramifiées au maximum.

C'est, en particulier, sur les vieilles écorces rugueuses que l'extérieur et l'anatomie du thalle présentent des variations considérables. Dans ce cas, il ne s'agit plus de substratum homogène, de couches de liège presque intactes restant parallèles à la surface : l'accroissement en épaisseur de l'arbre a fini par causer de larges et profondes fissures dont les bords inclinés sont constitués par la tranche de couches de liège superposées, sur laquelle s'établit le thalle ; les éléments de celui-ci se glissent dans tous les intervalles mis à jour, comme entre les feuillets d'un livre dont la tranche est devenue superficielle ; la profondeur de pénétration est souvent alors plus considérable que dans une écorce lisse, où le Lichen doit pour ainsi dire ouvrir et feuilleter son substratum ; de plus, le thalle n'est pas recouvert d'une couche de liège : il assure sa protection par un développement plus considérable des

hyphes corticales ; mais un des caractères de l'hypophléodisme n'est plus présent : la couche à gonidies n'est plus recouverte par une ou plusieurs couches de liège plus ou moins intactes, elle est seulement enfoncée plus ou moins profondément dans l'écorce.

Le déplacement périodique de l'assise génératrice subéro-phellodermique, déplacement qui peut être complet ou rester incomplet, intercale dans les couches de liège des couches ou des îlots de phelloderme à éléments cellulodiques, qui eux aussi peuvent être mis à nu ; en ces points, le feuilleté réalisé par le liège tubulaire n'existe plus et le degré de pénétrabilité est réduit presque à rien ; les éléments du thalle se développent donc presque complètement à la surface du substratum, et la structure étagée décrite chez les écorces lisses est réduite au maximum : le thalle est complètement épiphléode.

Après ce schéma des variations que peut présenter le thalle d'une même espèce de Graphidée sur l'écorce d'une même essence à différents états, il nous reste à voir comment il est modifié par les divers lièges d'essences différentes, même jeunes et lisses. Je me restreindrai à quelques types plus communs ou plus extraordinaires par leur allure.

1^o *Houx*. — Ici le liège est assez différent de celui du Châtaignier ; il appartient bien encore au type de liège tabulaire : les cloisons tangentielles sont sur le même plan, de sorte qu'une coupe transversale montre une série de bandes bien parallèles entre elles et parallèles à la surface ; mais chaque cellule possède une membrane notablement plus épaisse sur sa face tangentielle externe ; les cloisons normales à la surface sont minces et courtes : il est évident que ces minces cloisons n'offrent pas une grande résistance à la traction et que la rupture se produit d'ordinaire à leur niveau ; plus rarement un décollement se produit au niveau de la lame moyenne de deux couches contiguës de liège.

Le Houx est le substratum de prédilection du *Graphis elegans* : des troncs entiers de Houx arborescents en sont couverts. En coupe transversale, on constate une pénétration assez profonde, atteignant quatre ou cinq travées de liège dans

lesquelles se distribue le thalle, renfermant partout des gonidies ; il y a plus de travées occupées que sur le Châtaignier, mais chacun des intervalles est moins épais.

2^o *Néflier*. — Le liège de Néflier, comme celui de nombreuses Rosacées, est un liège tabulaire, remarquable par l'épaisseur des membranes tangentielles et la faiblesse des cloisons normales à la surface : les premières atteignent jusqu'à 10 μ , tandis que les secondes ne dépassent pas 1 μ . Les premières résistent bien à la traction, les secondes se déchirent au contraire très facilement ; les thalles de *Graphis* que j'y ai étudiés (*G. inusta*) sont distribués principalement dans les deux premières travées et surtout dans la première ; le thalle est d'ailleurs complètement recouvert par une épaisse bande de liège, constituée par les membranes externes de la première couche de cellules restant adhérentes entre elles, tandis que les cloisons normales, cédant facilement à la traction produite par la prolifération des éléments, sont toutes brisées ; ce premier intervalle est assez distendu, le second l'est beaucoup moins, et l'ensemble de l'épaisseur du thalle est moins considérable que dans l'écorce de Châtaignier.

3^o *Abies*. — J'emploie à dessein ce nom imprécis. On a donné le nom de *Graphis abietina* à un *Graphis* du groupe *scripta*, caractérisé, disent les auteurs [MALBRANCHE (24, p. 99)], OLIVIER (28, p. 179) par un thalle épiphléode, et végétant sur les *Abies*. Or je possède deux échantillons étiquetés sous ce nom : l'un de SCHÆRER lui-même, auteur du nom (*Lich. Helv. exsic.*, n^{os} 90-92), l'autre de HARMAND (*L. gall. præc. exsic.*, n^o 197) ; le seul point de ressemblance que j'y trouve, c'est que tous deux se trouvent sur une écorce d'*Abies*. L'échantillon de SCHÆRER a un thalle écailleux, pulvérulent, qui présente bien les caractères épiphléodes ; mais celui de HARMAND est remarquablement lisse et aussi hypophléode qu'on peut le souhaiter. Il me semble que tout s'explique simplement par la confusion de deux *Abies* : l'Épicéa *A. Picea* Mill. (*Picea excelsa* Link.) et le Sapin *A. pectinata* D. C. ; l'échantillon de SCHÆRER appartient à la première, celui de HARMAND à la seconde ; or les lièges de ces deux espèces de Conifères sont loin de se comporter de la même

façon : sans longue observation, on se rend compte que le tronc de l'Épicéa devient de bonne heure écailleux, tandis que celui du Sapin proprement dit reste lisse : le liège du premier n'a pas l'élasticité du second. Il est naturel que le sort du thalle d'un Lichen crustacé qui s'établit dans ces lièges se ressente de cette différence : dans le premier cas, le mince revêtement de liège étant brisé, désarticulé, le thalle est mis à nu, et il apparaît épiphléode; dans le second cas, le liège restant suffisamment intact, le thalle demeure hypophléode.

Dans mes récoltes d'Herbignac, je possède de nombreux échantillons de *G. dendritica* sur Épicéa : ils ont tous, eux aussi, l'aspect épiphléode, et une allure des lirelles, différente de celle qu'on leur trouve sur les autres essences, mais remarquablement identique d'un échantillon à l'autre.

4° *Lierre*. — Le liège du Lierre présente des caractères particuliers assez remarquables.

En coupe tangentielle (Pl. III, fig. 5), les cellules apparaissent polygonales ; leurs dimensions sont sensiblement égales suivant la verticale et suivant l'horizontale, tantôt un peu plus larges que hautes, tantôt plus hautes que larges ; souvent elles sont mieux alignées suivant la verticale que suivant l'horizontale ; en conséquence, la tache lichénique est le plus ordinairement circulaire ; mais parfois elle est plus haute que large, à l'opposé de ce qu'on observe le plus fréquemment sur les autres écorces ; pour les mêmes causes, la direction des lirelles est de même souvent verticale, au lieu d'être horizontale, cas le plus fréquent avec les autres écorces.

En coupe transversale (Pl. V, fig. 16), les cellules ne montrent pas l'alignement qui caractérise le liège tabulaire ; elles sont plus ou moins rectangulaires, avec une épaisseur deux ou trois fois moindre que les autres dimensions ; la paroi subérifiée est très mince, mais la soudure de la membrane de deux cellules adjacentes est très intime ; les parois tangentielles et les parois normales ont sensiblement la même épaisseur. Il en résulte que la traction, provoquée soit par l'accroissement de l'arbre, soit par la prolifération des éléments du thalle, aboutit aussi souvent à une rupture de la cloison totale qu'à un décollement au niveau de la lame moyenne.

A la paroi subérifiée s'ajoutent intérieurement des couches membraneuses qui s'accumulent sur la paroi interne, rejetant de plus en plus vers l'extérieur le protoplasma, réduit, à la fin, à une petite masse, d'où rayonnent de fins canalicules à travers les couches stratifiées. Celles-ci ne sont certainement pas subérifiées de la même façon que l'enveloppe : elles ne prennent pas du tout le soudan, qui colore l'enveloppe en rouge ; elles ne sont pas non plus de cellulose pure ; mais, d'après les diverses réactions réalisées, elles se rapprochent plus de la cellulose que de la subérine. De nature membraneuse, elles s'éloignent encore plus de la matière brunâtre qui remplit souvent les cellules de liège dans les autres essences : tandis que celle-ci, mise à jour par les déchirures, disparaît (Pl. II, fig. 3, 4), résorbée peu à peu par les éléments du thalle, la matière incolore stratifiée du Lierre se retrouve intacte dans les couches les plus extérieures du thalle (Pl. V, fig. 16).

La présence de ces couches d'épaississement, qui finissent par remplir ou presque la cellule de liège, a pour conséquence d'empêcher l'écrasement tangentiel de cette cellule, ainsi que l'éirement transversal, tels qu'on peut les constater ailleurs : il en résulte que la traction due à l'épaississement de la tige aboutit de bonne heure à des décollements ou des déchirures en lignes longitudinales plus ou moins régulières. C'est surtout dans ces fentes que se rencontrent les éléments du thalle ; sur les lèvres de ces fentes, les éléments du Lichen profitent du moindre décollement pour s'y glisser et s'y développer (Pl. V, fig. 16). Mais la croissance lente du Lierre, la résistance des membranes du liège font que la désagrégation est toujours peu profonde : deux ou trois travées de liège seulement sont habitées.

L'extension en profondeur étant ainsi réduite, une double conséquence en résulte :

a. Le thalle n'a pas l'espace suffisant pour différencier ses différentes couches : il se présente comme une masse plus ou moins « homéomère ». Les deux espèces que j'y ai rencontrées et étudiées, *Opegrapha atra* (Pl. V, fig. 16) et *O. vulgata* (Pl. IV, fig. 12), ne présentent pas de différence notable ; *O. atra* semble cependant avoir une végétation un peu plus

intense et un pouvoir de pénétration plus grand : son thalle est d'un blanc plus pur que celui d'*O. vulgata*, qui a de son côté un aspect plus pulvérulent ;

b. le thalle, en multipliant ses éléments, déchire de bonne heure et réduit en miettes sa légère couverture de liège : il apparaît alors en partie « épiphléode ». Par suite de cette faible compression du thalle, les gonidies sont plutôt globuleuses : elles n'apparaissent étirées que dans les intervalles étroits où le thalle fait effort pour s'insinuer (Pl. V, fig. 16).

5° *Cerisier*. — Le liège du Cerisier sauvage ou Merisier possède des particularités qui l'éloignent nettement de la plupart des autres lièges : seul, parmi les arbres communs, le Bouleau s'en rapproche à ce point de vue. En coupe tangentielle (Pl. III, fig. 8), les cellules se présentent beaucoup plus allongées dans le sens horizontal que dans le sens vertical : elles sont six, sept et même dix fois plus larges que hautes : il ne faut pas aller chercher ailleurs la raison de l'extension du thalle suivant l'horizontale et l'uniformité de direction des lirelles, toutes droites et parallèles entre elles ; le thalle et les lirelles suivent naturellement le fil de l'écorce : les déchirures et les décollements se produisent dans la direction qui présente le moins d'obstacles. Une simple expérience met en évidence cette direction : si l'on essaie de déchirer à la main un lambeau d'écorce de Merisier, la déchirure se produit sans peine, régulière et droite, dans la direction horizontale ; elle offre beaucoup plus de résistance et d'irrégularité dans la direction verticale, qui présente six à dix fois plus de cloisons que la première et plus d'irrégularité dans la disposition des membranes.

En coupe transversale (Pl. IV, fig. 13), on constate une grande épaisseur de liège : toutes les couches sont formées de liège mou, à parois minces, dont les cellules sont vides ; les couches les plus jeunes ont une section rectangulaire, mais, au fur et à mesure qu'on se rapproche de la surface, par suite de l'épaississement de l'arbre, les couches sont plus pressées les unes contre les autres ; les cloisons normales à la surface se contournent en zigzag, et les cloisons tangentielles finissent par être en contact.

Ce liège mou est très élastique et offre une grande résistance aux déchirures; le thalle de *Graphis scripta* (Pl. IV, fig. 8), par exemple, n'y pénètre qu'avec de grandes difficultés, surtout les éléments gonidiens moins déliés. La résistance au décollement est encore plus considérable : une coupe transversale verticale, donc présentant les cellules de liège suivant leur petite dimension, offre, par suite, un aspect tout particulier : dans les régions où le thalle est le plus développé, comme au voisinage d'une apothécie, les cellules du liège habité sont distendues comme celles des couches profondes, chacune contenant d'ordinaire une seule hyphe, qui a suivi la direction horizontale de faible résistance et qui se présente dès lors en section transversale : la cellule s'est distendue, mais la membrane n'a pas cédé à l'effort d'écartement, et l'espace reste trop étroit pour permettre la pénétration de la gonidie. De larges zones du thalle sont ainsi dépourvues d'Algue, surtout en profondeur : tandis qu'on rencontre des hyphes encore à deux dixièmes de millimètre, la zone à gonidies ne dépasse pas un dixième; la désagrégation superficielle du liège, plus avancée qu'en profondeur, permet à celles-ci de s'établir ici et là, mais en îlots irréguliers : l'aspect de la coupe diffère considérablement de ce qu'on voit dans une écorce à liège tabulaire (Pl. II, fig. 4).

Ainsi donc aux particularités extérieures s'ajoutent des particularités internes ; les unes et les autres s'expliquent par les particularités du liège.

D'après ces quelques exemples que je ne veux pas multiplier, il est clair que la nature du substratum joue un rôle de premier ordre dans l'allure externe et interne du thalle. S'il fallait classer à ce point de vue les diverses écorces, je distinguerais :

1^o Les écorces lisses à liège tabulaire, dont les membranes tangentielles sont disposées en travées régulières et dont les membranes normales à la surface sont minces : un tel liège se laisse plus facilement débiter en lamelles, entre lesquelles les éléments du Lichen se développent avec la plus grande régularité ; ce type offre d'ailleurs des variations, suivant que les membranes tangentielles sont plus ou moins épaisses, offrant

plus ou moins de résistance à la traction, et suivant que les membranes normales sont plus ou moins minces, offrant plus ou moins de résistance à la rupture ;

2^o Les écorces lisses à liège mou, dont les membranes tangentielles ne sont pas alignées en travées et ont la même épaisseur que les membranes normales : les déchirures y sont moins fréquentes que dans le liège tabulaire, et les décollements plus fréquents, mais se produisant irrégulièrement ;

3^o Les écorces rugueuses, sillonnées de profondes crevasses et présentant souvent des zones de phelloderme mises à nu.

La profondeur de pénétration et la régularité de la distribution des éléments du thalle atteignent leur optimum dans le premier type, leur minimum dans le troisième.

On se convaincra, d'un seul coup d'œil, de l'influence des divers substratums sur la structure du thalle, en comparant les figures 9 à 12 (Pl. IV), qui représentent des thalles d'*Opegrapha atra* sur écorces variées, les figures 14 à 16 (Pl. V) représentant des thalles d'*O. vulgata*, les figures 4 et 13 (Pl. II et IV) représentant, la première, un thalle de *Graphis elegans* (du même type que *G. scripta*) sur Châtaignier; la seconde, un thalle de *G. scripta*, sur Merisier.

IV. — VARIATIONS DU LICHEN AVEC L'ÂGE.

Ces variations sont principalement de deux sortes : une production et une accumulation d'oxalate de chaux chez certaines espèces, d'une part, et, d'autre part, une modification de l'allure extérieure de la tache lichénique, qui d'hypophléode la fait paraître épiphléode.

Sur les écorces lisses, le thalle encore jeune (ou le bord libre d'un thalle déjà âgé) est complètement hypophléode et ne contient pas d'oxalate. Au fur et à mesure que le Lichen vieillit et qu'il s'étend à la périphérie, ses parties centrales ne meurent pas pour cela : la partie végétative, aussi bien que la lirelle, conserve une vitalité qui dure de très nombreuses années. La lirelle renouvelle chaque année, aux mêmes points, sa production d'asques et de spores, tandis qu'elle s'allonge à ses extrémités ; au bout d'un temps assez long, les parties

les plus âgées cessent de fonctionner, l'hyménium se désagrège, et il ne reste de la lirelle que le périthèce sombre ; le simple examen à la loupe, au mieux au binoculaire, offre souvent de ces aspects : la lirelle, au point originel, se montre vide. Pendant ce temps, les éléments du thalle ne sont pas restés à un état stationnaire : ils ont proliféré, et le thalle s'est épaissi ; mais la pénétration en profondeur, réduite d'ailleurs par les nécessités biologiques (besoins d'air et de lumière), n'a pas suivi dans les mêmes proportions : il s'ensuit que le thalle finit par déchirer son revêtement de liège en s'étendant du seul côté libre, qui est l'extérieur, et il apparaît alors pulvérulent, épiphléode ; les thalles qui parviennent plus tardivement à ce stade sont naturellement ceux qui se développent à l'origine à une plus grande profondeur, par exemple ceux de *Graphis Lyellii* et d'*Opegrapha atra* : ceux-ci, même âgés, conservent donc leur aspect hypophléode.

Je l'ai déjà fait remarquer, même quand le thalle est devenu pulvérulent, épiphléode, la couche à gonidies ne devient pas pour autant immédiatement superficielle : elle reste recouverte par un complexe de cellules de liège désagrégé, d'hyphes corticales et de gonidies mortes, le tout constituant ce que ELENKIN appelle la « zone épinécrale », zone que BACHMANN (3) a retrouvée dans les Lichens crustacés calcicoles.

Le thalle âgé des *Graphis* contient très souvent une quantité considérable de cristaux d'oxalate ; certains thalles en sont tellement remplis à tous les niveaux que les éléments normaux ont presque disparu : quand ce cas est réalisé, on constate que les lirelles sont plus ou moins stériles. Cette accumulation de cristaux dans le thalle a pour résultat de le rendre plus pulvérulent encore et plus blanc. Parmi les *Graphis*, *G. scripta* paraît le plus porté à cette production abondante ; mais j'ai trouvé aussi de grandes quantités de cristaux chez *G. dendritica*, *G. sophistica*.

La production d'oxalate semble dépendre en même temps de la nature du substratum : c'est ainsi que *G. elegans*, qui présente peu d'oxalate sur le Houx, en présente des quantités assez considérables sur le Châtaignier, le Chêne... D'ordinaire,

les cristaux ne sont pas uniformément distribués dans le thalle : ils se rencontrent le plus souvent accumulés en massifs, massifs parfois assez considérables pour produire extérieurement de petites verrues, visibles à l'œil nu, comme HUE (18, p. 97) en a signalé, sans en dire la nature.

L'accumulation de cristaux est surtout abondante au bord des apothécies : elle est spécifique chez *Graphis Lyellii* ; mais on peut la rencontrer accidentellement bien marquée ici où là, par exemple chez *Opegrapha herpetica*, où elle détermine la variété *subocellata* des auteurs.

Quand le Lichen végète sur une écorce à liège peu pénétrable, son extension en surface étant lente, sa prolifération sur place est plus accentuée ; les couches extérieures de liège se désagrègent plus vite ; l'oxalate s'accumule en plus grande quantité : le thalle apparaît donc très pulvérulent et très blanc ; en même temps, les lirelles, qui sont apparues très rapprochées, arrivent en se développant à se toucher ou presque : c'est un cas semblable que les auteurs appellent variété *spathea*.

V. — MODE D'EXTENSION DES ÉLÉMENTS DU THALLE DANS LE SUBSTRATUM.

Les éléments du thalle, hyphes et gonidies, exercent-ils une action propre de perforation ou de dissolution sur les membranes cellulaires du substratum, ou bien sont-ils réduits à profiter des déchirures et des décollements dus à d'autres causes ?

FRANK (10) est le premier qui ait exprimé une opinion nette à ce sujet. En plusieurs endroits de son mémoire, il attribue en particulier aux gonidies *Trentepohlia* (*Chroolepus*) le pouvoir de perforer les membranes de liège. A propos de sa figure 8, représentant une portion de thalle de *Graphis scripta* en voie de développement, il écrit (p. 155) : « Au milieu, il est à noter qu'une courte chaîne de *Chroolepus* pénètre d'une cellule supérieure à une cellule plus profonde du liège à travers la cloison qui les sépare. » Il dit encore plus loin (p. 162) : « Le *Chroolepus* vivant en liberté ne pénètre pas seulement dans

les fentes existant d'avance, sous les lamelles dissociées des parties externes du périoderme, mais il a aussi la faculté de pénétrer dans les cellules en tissu compact, en les perforant » ; et il renvoie à sa figure 10.

LINDAU (23), qui est d'un avis contraire, attribue à plusieurs reprises l'opinion de FRANK à BORNET. « Sa figure 6 de la planche VI, dit-il (p. 3), montre quelques cellules de périoderme de Hêtre, chez lesquelles un filament de l'Algue croît à travers la membrane cellulaire. » La figure en question du mémoire de BORNET rappelle en effet celle de FRANK, et LINDAU sans doute a été trompé par cette ressemblance ; mais nulle part BORNET n'a attribué pareille signification à son dessin. Dans l'explication des planches, BORNET dit en effet : « fig. 6, autre filament dont un rameau s'est pelotonné à l'intérieur d'une des cellules corticales » ; et dans le texte (p. 14) : « Sous la cuticule du Hêtre vivaient de nombreuses colonies de *Trentepohlia* dont les filaments rampaient entre les couches extérieures de l'écorce en se contournant de la façon la plus irrégulière. » LINDAU ne renvoie pas d'ailleurs au texte de BORNET, et la lecture attentive de celui-ci montre que nulle part il n'a soutenu l'opinion combattue par LINDAU : la phrase citée semblerait plutôt dire le contraire. FRANK, dont le travail est postérieur à celui de BORNET et qui le cite, ne fait point intervenir l'autorité de celui-ci pour appuyer sa façon de voir. FÜNFSTÜCK (15, p. 23) commet la même erreur au sujet de BORNET ; visiblement, il s'en est rapporté à LINDAU.

LINDAU (23) s'est spécialement occupé, dans son mémoire, du mode de pénétration des hyphes et des gonidies dans le périoderme. Ses conclusions sont nettement opposées à celles de FRANK. Pour lui, « l'extension des hyphes est uniquement intercellulaire ; il n'y a jamais de perforation de membranes ; le *Trentepohlia umbrina* se comporte absolument de même ». Ses figures montrent bien, en effet, que l'extension des éléments du thalle sont toujours en relation avec un décollement ou une rupture des membranes du liège.

ELFVING (9, p. 34) admet que les gonidies d'*Arthonia radiata*, dans leur croissance, percent les membranes cellu-

lares, mais cela en passant, sans insister et sans en fournir de preuves : il s'en rapporte évidemment à FRANK, qu'il cite, tandis que LINDAU n'est pas mentionné dans sa bibliographie.

Pour ma part, je partage tout à fait l'opinion de LINDAU.

Tout d'abord, comme le fait remarquer celui-ci, les figures sur lesquelles s'appuie FRANK pour admettre une action perforante et dissolvante de la part des hyphes et des gonidies ne conduisent point à pareille conclusion. La figure 8 de FRANK est une coupe normale à la surface du thalle ; elle montre bien que le *Chroolepus* passe d'une cellule à une autre, mais non que la cloison est percée par lui : il est visible, au contraire, que cette cloison a été rompue, évidemment par la prolifération des hyphes en ce point ; les deux morceaux existent encore, assez écartés pour livrer passage à la gonidie, bien plus écartés d'ailleurs qu'il n'est nécessaire à ce passage et que la théorie de la perforation ne le demande. La figure 10 de FRANK est une coupe tangentielle, dans laquelle sont superposées des cellules de liège et un filament de *Chroolepus* : elle montre bien que le filament dépasse la limite de plusieurs cellules, mais pas du tout que les cloisons normales à la surface sont percées.

Au contraire, ces cloisons supposées percées apparaissent intactes, et l'impression qu'on retire de l'examen du dessin, c'est que le *Chroolepus* s'est glissé entre deux couches de cellules décollées l'une de l'autre, ou bien qu'il a profité de la rupture des cloisons radiales, plus minces et plus exposées à la traction, pour pénétrer à l'intérieur même des cellules : une coupe normale à celle de la figure pourrait seule nous renseigner sur le mode exact de pénétration, et c'est surtout l'étude des coupes normales à la surface qui conduit à la conviction contraire.

Dès le début de mes recherches et sans cesse j'ai porté mon attention sur ce point spécial de l'extension des éléments du thalle : jamais je n'ai vu trace d'une perforation, ni au travers d'une cloison tangentielle, ni au travers d'une cloison radiale ; point de ponctuations, indices d'un passage d'hyphe ou de gonidie ; point d'amincissements au seul contact, indices

d'une action dissolvante. Une série de faits positifs démontre bien la réalité du processus vu par LINDAU.

1° La profondeur de pénétration du thalle dans l'écorce n'est pas en relation avec la pénétrabilité physique et chimique des éléments du périderme; c'est plutôt le contraire qui est vrai : pour une espèce donnée de Graphidée, le thalle est moins épais, la pénétration moins profonde dans un liège mou, à minces parois, que dans un liège tabulaire, à parois plus épaisses, et le minimum de pénétration se rencontre quand le substratum est formé de phelloderme, à parois cellulósiques. Dans le liège tabulaire, les parois tangentiéllés sont plus épaisses que les parois normales à la surface : celles-ci cèdent assez facilement à la traction, tandis que les premières offrent une plus grande résistance : il en résulte que le liège se débite en lames parallèles, étagées, plus ou moins étendues, séparées les unes des autres par les éléments du thalle, qui prolifèrent dans les intervalles et qui, en proliférant, produisent de nouvelles déchirures à la périphérie. Les travées de liège ainsi formées des parois tangentiéllés, qui sont restées soudées entre elles, portent, sur chaque face, les débris des parois normales à la surface ; la résistance au décollement de ces travées sert de point d'appui aux éléments du thalle en prolifération, et la déchirure des parois normales s'étend à la périphérie de l'espace occupé. La croissance en épaisseur de l'arbre provoque, de son côté, des ruptures ou des décollements suivant les génératrices du tronc : de nouveaux étages plus profonds sont ainsi rendus accessibles aux hyphes et aux gonidies. Dans le liège mou, au contraire, les parois minces des cellules sont beaucoup plus souples et résistent beaucoup mieux à la traction ; quand elles cèdent, c'est d'une façon tout irrégulière, toute locale pour ainsi dire, sans se débiter en lamelles parallèles : les voies de pénétration sont donc plus réduites. Sur les écorces un peu âgées, des îlots de phelloderme peuvent devenir superficiels et servir de support à une Graphidée, comme aux autres Lichens corticaux ; c'est alors que la pénétration est réduite à son minimum et que le Lichen, normalement hypophléode, prend les allures d'un Lichen épiphléode. *A priori*, il semble que, si la pénétration est due à une action

dissolvante des hyphes ou des gonidies, la cellulose pure doit offrir moins de résistance que la cellulose subérifiée et les membranes minces moins que les membranes épaisses : le fait général que je viens de décrire ne répond pas à cette conception.

2^o Les cellules de liège de nombreuses écorces contiennent souvent, quoique d'une façon inégale, une matière brunâtre ou jaunâtre qui remplit complètement la cellule. Quand les déchirures dues aux tractions ont éventré les cellules de liège, cette matière brune disparaît peu à peu, digérée par les hyphes (Pl. II, fig. 3, 4) : les cellules les plus profondes récemment atteintes en contiennent encore une bonne part, tandis que dans les couches superficielles on n'en voit plus. Mais il peut arriver que les efforts de traction n'aboutissent ici ou là qu'à un décollement des parois cellulaires, et il n'est pas rare de trouver en plein thalle une ou plusieurs cellules de liège dont la paroi est restée intacte : quoique entourée de tous côtés par des gonidies et des hyphes plus ou moins avides de leur contenu, ces cellules conservent leur matière brune ou jaune (mêmes figures) ; les éléments du thalle ne semblent donc pas jouir de propriétés perforantes ou dissolvantes.

3^o J'aurais pu réunir un grand nombre de dessins montrant que les éléments du thalle profitent des décollements et des déchirures, pour s'étendre en surface et en profondeur : dans cette extension, les hyphes vont de l'avant, les gonidies ne sont qu'entraînées ; je me contenterai d'en produire quelques-uns.

La figure 14 (Pl. V), prise sur une coupe d'*Opegrapha vulgata*, montre un cas typique d'invasion en profondeur, à travers le couloir ménagé entre deux cellules de liège. Les hyphes sont passées les premières et ont envahi l'étage inférieur, dont le plancher est du phelloderme et semble bien, lui, devoir rester impénétrable ; une gonidie est engagée dans le couloir : trop large pour pénétrer sans effort, elle s'est amincie, étirée : une hyphe l'entraîne avec elle.

L'impénétrabilité du substratum est la raison principale de l'extension réduite du thalle ; quand, pour une raison ou pour une autre, des espaces relativement considérables lui sont

offerts, il s'y développe jusqu'à les remplir. Le même échantillon d'*Opegrapha vulgata* m'a fourni la figure 22 (Pl. VI) ; une cavité s'est produite sous une lreille, cavité limitée vers l'extérieur par des travées de liège et vers l'intérieur par du phelloderme ; cette cavité est remplie d'hyphes rhizoïdes, qui se sont étendues dans tous les sens, mais en laissant absolument intact le plancher phellodermique.

La figure 21 (Pl. VI) montre un thalle de *Graphis sophistica* posé sur un substratum que la traction de croissance, sans doute, a fendillé, tandis que le thalle est intact au-dessus : dans la fente, assez étroite, les hyphes se sont précipitées et atteignent jusqu'au fond.

La figure 23 (Pl. VI) est peut-être plus suggestive encore : ici, la traction a brisé non seulement le substratum, mais aussi le thalle du Lichen ; cette fois, les gonidies elles-mêmes ont accompagné les hyphes en profondeur ; de chaque côté de la fissure, hyphes et gonidies ont pénétré entre les travées de liège, et, fait digne de remarque, il semble que les gonidies superficielles ont quitté leur situation normale pour s'enfoncer dans les profondeurs : au voisinage de la fente, la couche à gonidies est presque vide d'Algues.

Ces faits et d'autres semblables permettent-ils de conclure que tous les Lichens qui vivent sur les écorces sont incapables d'exercer la moindre action dissolvante sur la cellulose ? Les conclusions de LINDAU (23, p. 63) semblent vouloir s'étendre jusque-là. FRIEDERICH (11, p. 401) lui oppose ses propres observations. Dans son mémoire qui traite des Lichens silicicoles, il a ajouté quelques détails touchant le mode de fixation d'*Usnea barbata* sur l'écorce de *Pinus Cembra* : il constate une avance profonde de cordons d'hyphes et une pénétration des tissus vivants ; dans quelques rares cas, il décèle une perforation de la membrane cellulosique par les hyphes.

En résumé, l'établissement du thalle des Lichens hypophléodes se réalise donc d'après le schéma suivant. L'accroissement en épaisseur de l'arbre produit des craquelures longitudinales dans les couches les plus extérieures du liège ; dans ces légères fissures peuvent se fixer les premiers éléments du thalle, qui en proliférant en surface s'enfoncent ensuite dans

les cellules ouvertes ou dans les étroits espaces de décollements et de déchirures produits par la traction ; en proliférant en épaisseur, ils distendent ces espaces, produisant à leur tour des déchirures des parois normales plus minces, ou des décollements au niveau de la lame moyenne des cellules de liège ; il en résulte, du fait même de la multiplication des éléments du thalle, une extension en surface et même une extension en profondeur de l'espace habitable. L'extension en profondeur est encore rendue possible, avec le temps, grâce à de nouvelles fissures longitudinales dues à la croissance de l'arbre.

L'extension en surface est plus ou moins régulière suivant la plus ou moins grande régularité de la distribution des cellules du liège : cette régularité atteint sa perfection dans le liège tabulaire, à parois tangentielles épaisses alignées, à parois normales amincies, se déchirant sous l'effort d'une faible traction dans la direction radiale ; elle présente son minimum dans le liège mou à parois tangentielles alternantes, à parois normales aussi épaisses que les parois tangentielles, les unes et les autres souples et relativement résistantes.

J'en arrive ainsi à discuter les notions d'*hypophléodisme* et d'*épiphléodisme*. Il est difficile de se faire une idée exacte de ces deux termes, si l'on s'en rapporte aux systématiciens. Pour qu'un thalle soit hypophléode, faut-il qu'il soit entièrement caché dans l'écorce, les fructifications seules apparaissant au dehors ? Ou bien suffit-il que la partie principale, la zone à gonidies par exemple, y soit contenue ? C'est la première façon de voir qui semble admise généralement : on trouve souvent, dans les ouvrages descriptifs, des descriptions telles que celle-ci : thalle d'abord hypophléode, puis épiphléode ; c'est-à-dire, tache d'abord lisse, limitée extérieurement par une couverture de liège, puis tache pulvérulente, dont la croûte est formée par des éléments thallins. S'il faut s'en tenir à cette notion, les Lichens vraiment hypophléodes, le restant toute leur vie, se réduisent à un petit nombre : dans les Graphidées, je ne vois guère que *Graphis Lyellii* qui y réponde parfaitement.

Mais il semble peu logique de définir un caractère, en tenant égal compte des tendances spécifiques et des variations dues

aux circonstances : les premières seules doivent entrer en ligne de compte. Dès lors, la notion d'hypophléodisme devient nette et a une signification biologique : le thalle est hypophléode, quand il a tendance à se développer dans l'écorce, c'est-à-dire à enfoncer hyphes et gonidies, et surtout celles-ci, dans le substratum ; les difficultés qu'il rencontre à les y introduire et à les y maintenir ne changent rien à cette propriété, qui seule doit compter.

Ce point de vue accepté, il faut reconnaître que les Graphidées d'écorce sont, dans leur ensemble, hypophléodes ; quelques-unes ont bien toujours leur thalle superficiel, comme *Opegrapha lyncea* ; mais on les rencontre toujours sur des écorces rugueuses, substratum impénétrable, et, par comparaison avec les autres, on peut dire que leur défaut de pénétration ne provient pas d'une absence de la tendance commune, mais de la qualité du substratum. Pourquoi ce substratum est-il habituellement une écorce impénétrable ? Est-ce question de préférence nutritive, ou question de concurrence vitale ? Je ne suis pas en mesure de me prononcer.

Dans le cas très général, pour peu que l'écorce soit pénétrable, le thalle jeune est toujours contenu dans le liège ; il ne devient saillant qu'avec l'âge et suivant son degré normal de profondeur, ainsi que suivant le degré de pénétrabilité du liège.

J'ajoute que ces faits, très généraux chez les Graphidées françaises, se réalisent également, dans la plupart des cas, chez les autres Lichens crustacés d'écorce : les *Lecidea*, les *Lecanora*, les *Verrucaria*, la plupart des *Pertusaria*, que j'ai rencontrés voisinant avec les Graphidées, sur les écorces lisses, ont également leur thalle, et spécialement leur couche à gonidies, caché sous une ou plusieurs couches de liège. Je ne vois guère d'exception bien nette que chez certains *Pertusaria*, tel que *P. communis* Ach., étudié par Frank (10, p. 180), espèces qui, d'ailleurs, ne représentent pas les premiers habitants des écorces. Ici le thalle tout entier, — cortex bien développé, zone à gonidies, médulle, — est en dehors de l'écorce : seules quelques hyphes rhizoïdes pénètrent dans le substratum. Un pareil exemple, d'ailleurs, fait mieux ressortir encore la nature hypophléode de la grande majorité des Lichens crustacés d'écorce.

TROISIÈME PARTIE

ORGANES REPRODUCTEURS

Je n'ai pas l'intention de traiter ici la question entière de l'apothécie des Graphidées ; je veux seulement, en rappelant les caractères généraux classiques, apporter quelques nouveaux faits.

CARACTÈRES EXTÉRIEURS ET DÉVELOPPEMENT DE L'APOTHÉCIE.

On sait que l'apothécie des Graphidées est caractérisée par une forme allongée, due à ce que sa croissance, au lieu de rester symétrique par rapport au point initial, comme c'est le cas général chez les Lichens, est beaucoup plus intense dans un sens donné. Cette propriété est plus ou moins marquée à travers le groupe, le plus fortement dans le genre *Graphis*, le moins dans le genre *Arthonia* ; elle varie d'ailleurs considérablement dans la même espèce pour les mêmes raisons qui font varier l'allure du thalle. L'apothécie naissant en profondeur sous un certain nombre de couches de liège, sa croissance est gênée par la résistance du liège au décollement ou à la déchirure : dans un liège à cellules isodiamétriques et non disposées en lignes, elle est plus large, plus courte, plus sinueuse, sans direction fixe, et elle a tendance à se bifurquer davantage ; dans le cas, opposé à l'extrême, d'un liège à cellules beaucoup plus longues que larges, sur le Cerisier ou le Bouleau par exemple, les lirelles sont très allongées, droites, simples, parallèles entre elles et parallèles à la grande dimension des cellules du liège.

Cette dépendance de la lirelle à l'égard du substratum est à faire ressortir : chez les autres Lichens crustacés d'écorce, un

Lecanora par exemple, l'apothécie devient de bonne heure complètement émergée; les tissus fertiles se multiplient autour du point central dans l'espace libre: l'apothécie reste symétrique, à contour arrondi; chez les *Verrucaires*, l'apothécie naît et demeure bien en profondeur, mais son centre de croissance a peu de tendance à s'étendre; elle reste petite et circulaire; chez un *Graphis*, au contraire, le point de croissance, apparu en profondeur, s'étend en profondeur; la tendance naturelle à l'allongement est donc diminuée ou exagérée par la disposition et la résistance des éléments du substratum.

Cette tendance naturelle à l'allongement, caractéristique du groupe, n'est pas niable: alors même que les cellules du liège sont isodiamétriques, l'apothécie reste « lirelliforme »; mais la cause qui décide le point primitif de croissance à s'étendre dans un sens plutôt que dans un autre réside dans la nature du substratum, comme la nature du terrain conditionne l'allure des galeries de la taupe; avec cette différence toutefois que la taupe possède un pouvoir de perforation et de destruction que ne possède pas la lirelle: la prolifération du point de croissance provoque, sur son pourtour, un décollement ou une déchirure, ménageant ici ou là un espace libre où le tissu fertile continue à se développer.

Ici, d'ailleurs, il faut noter des différences génériques et spécifiques: dans le genre *Arthonia*, le centre de croissance manifeste une plus grande indifférence à se déterminer pour une direction ou une autre: l'apothécie est souvent maculiforme ou étoilée; dans le genre *Graphis*, cette propriété se retrouve chez les types « dendritiformes » (*G. dentritica*, *G. Lyellii*), tandis que chez les autres (*G. scripta*, *elegans*, *sophistica*) la croissance se localise en deux points opposés, et la lirelle s'étend en ligne; dans le genre *Opegrapha*, ce dernier processus est général: la disposition étoilée qu'on y peut observer ne provient pas d'une ramification en éventail d'un point de croissance unique, mais du développement rayonnant de plusieurs centres de croissance voisins, et ce rayonnement des lirelles correspond à un rayonnement des éléments du liège.

Je n'ai malheureusement pas le moindre fait à fournir tou-

chant la toute première origine de l'apothécie : l'abondance des appareils ascospores et des spermogonies semble pourtant riches de promesses à des recherches dans cette direction : elles n'étaient pas dans le plan de ce travail, et je ne puis que me promettre de le compléter dans ce sens.

L'apothécie, observée au stade où déjà l'hyménium forme un noyau bien visible, apparaît en profondeur, dans la couche inférieure de la zone à gonidies ; d'abord sans enveloppe différenciée, ce noyau se recouvre bientôt d'un léger voile noir, formé par des éléments mycéliens cutinisés : chez *Graphis elegans*, c'est, dès le début, un plectenchyme à éléments parallèles entre eux et parallèles à la direction de la lirelle. Au fur et à mesure que l'hyménium s'accroît en hauteur, atteignant et dépassant le niveau du thalle, ce voile protecteur s'épaissit et s'étend sur les côtés du noyau suivant le degré d'émergence de l'apothécie ; dans le genre *Arthonia*, l'apothécie émerge peu ou pas, le voile protecteur se réduit souvent à un léger épithécium constitué par les extrémités cutinisées des paraphyses ; dans le genre *Graphis*, on trouve tous les degrés d'émergence, depuis *G. sophistica*, où la lirelle apparaît comme un mince filet noir entre les lèvres soulevées et déchirées du thalle, jusqu'à *G. elegans*, où la lirelle est presque complètement sessile : Chez *G. sophistica*, on peut voir, en coupe, un périthécium limité à la partie supérieure, atteignant souvent moins du tiers de la hauteur ; chez *G. elegans*, le périthécium descend jusqu'à la base et parfois s'étend légèrement sous la lirelle ; *G. scripta* offre une émergence et un développement intermédiaires du périthécium ; dans le genre *Opegrapha*, qui occupe, à ce point de vue, l'extrémité de la série, la lirelle est franchement sessile d'ordinaire, et le périthécium est complet, avec un hypothécium noir plus ou moins développé. Pour une espèce donnée, les variations sont nombreuses ; elles dépendent de la nature du substratum et de l'âge du Lichen. Cette relation entre l'émergence et le développement de l'enveloppe cutinisée semble bien démontrer le rôle protecteur de l'enveloppe.

Dans bon nombre d'espèces d'*Opegrapha* et de *Graphis*, les bords supérieurs du périthécium se recourbent vers le milieu

de l'apothécie et la recouvrent presque complètement : la lirelle paraît ainsi constituée par deux bourrelets longitudinaux atténués à leur extrémité et limitant entre eux un fin canal.

Ces bourrelets offrent, chez *Graphis elegans*, des cannelures longitudinales qui sont une des principales caractéristiques de l'espèce. Le nombre des cannelures sur chaque lèvre est très variable, de 1 à 4, et suivant ce nombre des variétés ont été créées ; pour LEIGHTON (1, p. 46) lui-même, « ces variations semblent trop inconstantes pour constituer des variétés distinctes ; ce sont évidemment de simples états différents ». Il a manqué à LEIGHTON d'examiner de jeunes lirelles et de faire des coupes de lirelles à différents âges pour saisir la raison de ces variations. Même quand la tache du *G. elegans* est trop jeune pour montrer le stade des lirelles adultes et à rebords sillonnés, elle est facilement reconnaissable à sa couleur d'un blanc jaunâtre, qui se retrouve sur toutes les écorces et à ses lirelles fortement émergentes. Des récoltes abondantes permettent souvent d'ailleurs de trouver sur la même tache, du bord vers le centre, tous les passages entre les lirelles peu cannelées et les lirelles fortement cannelées.

Quelle est la signification de ces cannelures et comment naissent-elles ? Elles ne sont pas originelles : les jeunes lirelles qui viennent d'émerger en faisant éclater leur couverture d'écorce et de thalle apparaissent comme de petits pains fendus : les bourrelets qui constituent le sommet du périthécium sont simples, sans cannelure et se rejoignent sur la ligne médiane (Pl. VII, fig. 24 et 24 a) ; la lirelle s'élève, s'allonge, en conservant cet aspect, pendant longtemps. Puis on voit les lèvres s'écarter et un nouveau « pain fendu » apparaît entre elles, comme si une nouvelle lirelle se produisait à l'intérieur de la première (fig. 25 et 25 a) ; la nouvelle formation débute dans la partie la plus âgée de la lirelle et s'étend peu à peu vers les extrémités ; plus tard, une troisième lèvre apparaît à l'intérieur de la seconde, puis une quatrième et même une cinquième (fig. 27 et 27 a) ; en même temps, la lirelle s'accroît en diamètre.

A priori, on pourrait peut-être penser qu'il s'agit simplement d'une prolifération de la partie supérieure du périthèce, dont le résultat serait de tenir l'hyménium toujours recouvert, quand celui-ci se développe en largeur : cette hypothèse est peu vraisemblable : le plectenchyme protecteur qui constitue le périthèce est formé de cellules à parois épaissies, cutinisées, à protoplasme réduit : c'est, en réalité, un tissu presque mort, dont on ne peut attendre pareille activité. L'examen de coupes transversales de périthèces à différents stades montre qu'il s'agit d'une formation de périthèces nouveaux et complets à l'intérieur du premier.

La formation de ces périthèces supplémentaires débute comme celle du premier, c'est-à-dire par le sommet : le nouveau périthèce apparaît comme un gros accent circonflexe renversé à branches renflées au point de contact et atténuées à leur extrémité, puis il se développe de haut en bas, aux dépens d'un plectenchyme, semblable par l'agencement des cellules à celui du premier périthèce et le doublant à l'intérieur, mais resté bien vivant. Le plus souvent, les nouveaux périthèces ainsi produits se soudent par leur base au périthèce précédent, le sommet restant libre et donnant à la lirelle son aspect cannelé : en coupe, le périthèce total présente alors une large base compacte et un sommet feuilleté dont les feuillets sont d'autant plus rejetés et recourbés vers l'extérieur qu'ils sont plus anciens, plus éloignés du centre ; mais parfois aussi le nouveau périthécium reste séparé du précédent par un espace plus ou moins large où se reconnaît le tissu non cutinisé : en coupe franchement transversale, la séparation peut déjà apparaître nettement (fig. 26) ; en coupe très oblique, l'espace interpérithécial agrandi apparaît encore mieux (fig. 28). Je ne connais pas, dans la littérature lichénologique, de faits semblables.

Gouttelettes hyméniales.

L'examen au microscope d'une coupe d'apothécie appartenant à un *Graphis* du groupe du *G. dendritica* montre une grande quantité de gouttelettes réfringentes, distribuées dans

toute l'épaisseur de l'apothécie. Ces gouttelettes ont déjà été signalées par HUE (18, p. 98 en note), qui n'a pu en déterminer la nature, pas plus que GUIGNARD, à qui l'examen en a été soumis. La seule conclusion négative à laquelle ils ont abouti, c'est que les corpuscules en question ne sont pas des gouttes d'huile, « car l'orcanette est sans action sur eux ». Utilisant pour mes coupes la coloration double bleu coton-soudan lactique, j'ai toujours constaté que ces corpuscules prenaient vivement le soudan, colorant des graisses. J'ai été ainsi amené à vérifier les données de HUE. L'orcanette, préparée suivant la formule de MANGIN, a été employée une première fois sur lamelle : les coupes examinées au bout de quelques minutes n'ont pas montré de coloration nette ; dans une seconde expérience, les coupes ont été laissées dans un verre de montre pendant plusieurs heures, avec une assez grande quantité de réactif : cette fois la coloration fut parfaite et même plus vive qu'avec le soudan.

Les gouttelettes (Pl. VIII, fig. 33, 34) apparaissent en longues traînées roses, qui suivent la direction des paraphyses ; en plus de ces petites gouttelettes dont le diamètre varie de 1 à 3 μ , on en rencontre de beaucoup plus grosses, ayant jusqu'à 10 μ de diamètre, dispersées çà et là : celles-ci proviennent sans doute de la fusion de nombreuses petites gouttelettes, entraînées par le rasoir ; elles sont en effet superficielles, au contact du couvre-objet, tandis que les petites sont fixées à tous les niveaux aux éléments de l'hyménium.

Par ailleurs, ces corpuscules sont solubles dans la benzine, le xylol, mais insolubles dans l'alcool à 70°. L'ensemble des réactions semble donc bien démontrer qu'il s'agit de gouttelettes d'huile.

Quel est leur rôle ? Le fait qu'on les rencontre seulement chez les *Graphis* du type *dendritica*, à apothécie largement ouverte, tandis qu'elles font défaut chez les espèces du type *scripta*, à lirelle plus ou moins fermée, « rimiforme », n'indique-t-il pas qu'il s'agit d'un dispositif destiné à éviter une trop grande dessiccation de l'hyménium ?

Paraphyses.

J'ai fait ressortir ailleurs (4) les différences qui permettent de caractériser les paraphyses, dans les trois principaux genres de Graphidées. Dans les *Graphis*, les paraphyses sont simples, dressées, parallèles entre elles; dans les *Opegrapha*, elles sont encore assez régulièrement dressées, mais elles offrent des rameaux latéraux, à direction transversale, qui jouent le rôle d'anastomoses d'une paraphyse à l'autre; dans les *Arthonia*, les anastomoses sont encore plus nombreuses, et la direction des paraphyses devient très irrégulière. L'extrémité libre des paraphyses est le plus souvent cutinisée: l'épithécium est formé par ces extrémités plus ou moins distinctes; en pleine apothécie la limite externe des paraphyses est pour ainsi dire impossible à mettre en évidence: les membranes forment ce que les lichénologues appellent une «gélatine hyméniale»; mais les colorants du protoplasma en font ressortir le contenu. On constate ainsi que ces éléments ne font défaut nulle part, même pas chez les *Arthonia*, contrairement à ce qu'en ont dit les anciens auteurs.

Asques.

La forme des asques suit une progression régulière dans les trois principaux genres de Graphidées. Chez les *Graphis*, elles sont à peu près cylindriques dans toute la partie qui renferme les spores, et celles-ci sont disposées en une série unique, le plus souvent inclinées par rapport à la longueur de l'asque, d'autant plus redressées et se recouvrant les unes les autres qu'elles sont plus longues; à l'autre extrémité de la série, chez les *Arthonia*, les asques sont globuleuses, piriformes, souvent à peine plus longues que larges, et les spores s'y trouvent disposées sans ordre; chez les *Opegrapha*, qui tiennent le milieu, les asques sont plutôt en massue ou en poire allongée, avec des spores dressées sur plusieurs rangs. Cette gradation dans la forme des asques correspond à une gradation semblable dans leur longueur, et celle-ci est évidemment en relation avec

le développement en hauteur de l'apothécie, qui atteint son maximum chez les *Graphis*, son minimum chez les *Arthonia*.

Dans les trois genres, l'asque jeune a une membrane mince dans le bas, mais très épaisse au sommet : l'extrémité de l'asque est ainsi recouverte d'une sorte de calotte, souvent amincie au centre en forme de coupole (Pl. IX, fig. 39, 40); cet épaississement sert sans doute de coiffe protectrice à l'asque qui grandit et qui, apparue dans les profondeurs de l'apothécie, vient à maturité atteindre la surface en se frayant un chemin au milieu des paraphyses ; il est de plus, peut-être, une réserve de callose, servant à l'agrandissement de la paroi de l'asque et de la membrane des spores : c'est, du moins, ce que j'ai cru constater chez certains *Graphis* ; chez *G. inusta*, par exemple (Pl. IX, fig. 41, 42) ; au fur et à mesure que les spores deviennent plus âgées et que l'asque s'allonge, en se rapprochant du sommet de l'apothécie, la calotte en question s'amincit jusqu'à disparaître complètement (Pl. IX, fig. 42) ; il n'est pas rare de trouver dans l'apothécie des lignes verticales de spores brunies, ratatinées, mortes (fig. 41) : c'est en vain qu'on cherche la trace de l'asque, celle-ci semble complètement résorbée ; la mise en liberté des spores doit donc se réaliser par la déchirure de l'extrémité amincie de l'asque. J'ai trouvé, chez *Arthonia cinnabarina*, un dispositif qui semble s'éloigner un peu de celui des *Graphis* : la figure 38 montre deux extrémités d'asques saillantes en dehors de l'apothécie et réduites en diamètre ; une spore est engagée dans le canal de sortie ; l'extrémité déchirée indique que d'autres spores ont déjà été expulsées ; ici, semble-t-il, la coupole seule s'est allongée et amincie.

Spores.

Les spores sont toujours au nombre de huit par asque ; elles sont toujours divisées et plus ou moins allongées. La forme générale est celle d'une ellipse ou d'un cylindre atténué à ses extrémités chez *Graphis* (Pl. X, fig. 49), celle d'un fuseau chez *Opegrapha* (Pl. X, fig. 59), celle d'un œuf allongé chez *Arthonia* (Pl. X, fig. 73) ; dans ce dernier genre, le gros bout

de la spore est toujours tourné vers le sommet de l'asque.

Tous les types de divisions de contenu se rencontrent dans le groupe des Graphidées, depuis la division à une seule cloison (*Arthonia galactites*, *A. lurida*...), jusqu'à la division à nombreuses cloisons en série linéaire (dix et onze chez *Graphis elegans*, jusqu'à quatorze chez *Opegrapha viridis*) et à la division « murale » (*Graphis sophistica*, *Arthonia spectabilis*...).

La longueur des spores est proportionnelle à la longueur des asques et celle-ci à la profondeur de l'apothécie.

J'ai pu suivre, dans de nombreuses espèces, les stades successifs de la segmentation de la spore et constater des phénomènes curieux et nouveaux. Chez les *Graphis* du type *dendritica*, la spore adulte présente cinq, six ou sept cloisons (Pl. X, fig. 49) ; au premier stade apparaît une cloison médiane séparant deux cellules égales (Pl. X, fig. 43) ; au second stade (fig. 47), chacune des deux cellules se divise en deux nouvelles cellules, mais inégales cette fois : en réalité, chaque cellule détache un segment au voisinage de la cloison médiane, de telle sorte que la nouvelle cloison partage la cellule en deux autres : une interne, plus petite, qui ne se divisera plus, et une externe, plus grande, conservant la faculté de se diviser ; les nouvelles divisions se produisent de la même façon (fig. 48), la cellule terminale conservant seule son pouvoir de division et détachant de nouveaux segments vers l'intérieur. Cette segmentation rappelle la multiplication des anneaux au contact du pygidium de certaines Annélides. Pendant ce temps, la spore s'allonge, mais la croissance est surtout localisée dans les cellules terminales ; même quand la spore est mûre, les cellules extrêmes sont souvent encore un peu plus longues que les autres. Les nombres successifs de cloisons sont donc normalement un, trois, cinq, sept, neuf... et non un, trois, sept, quinze... qui se réaliseraient si chaque cellule de la spore conservait son pouvoir de division.

Parfois la division des deux cellules « mères » n'est pas tout à fait concomitante, et l'on peut trouver des spores à deux cloisons, l'une médiane, l'autre excentrique (fig. 45, 46). Tous ces stades peuvent se rencontrer à la fois dans une même apothécie, surtout sur une coupe longitudinale, et le phéno-

mène décrit ressort très clairement d'un examen attentif.

J'ai eu plus de difficulté à suivre les stades de division dans les spores de *Graphis scripta* et *elegans* : là, les spores sont beaucoup plus longues, empiétant les unes sur les autres dans l'asque, souvent contournées en spire, donc masquées par les spores voisines ; de plus, tandis que chez *G. dendritica* les cloisons apparaissent dès l'abord avec une épaisseur notable, presque définitive, elles sont, chez *G. elegans* (fig. 57), très minces au début et très difficiles à saisir, pour peu qu'elles se présentent obliquement. Le vulgaire procédé de « montagnisation » m'a donné les meilleurs résultats et m'a permis de retrouver dans les espèces en question le même processus de division que chez *G. dendritica*.

Les spores de *G. sophistica* s'éloignent assez des spores des espèces précédentes par leur forme elliptique élargie et par leurs divisions « murales » ; avant toute trace de segmentation, la spore apparaît comme une ellipse relativement étroite, puis on voit se produire une première division médiane ; puis chaque nouvelle cellule se divise inégalement (Pl. X, fig. 54), exactement comme chez *G. dendritica* ; les cellules extrêmes se divisent encore une ou deux fois, et la segmentation longitudinale s'arrête là ; enfin les segments se divisent par des cloisons longitudinales, et la spore acquiert son aspect définitif ; pendant toute la durée de la segmentation, la spore s'est allongée, mais surtout élargie (fig. 56).

Chez les spores d'*Opegrapha*, je n'ai rien vu de semblable. La première cloison est médiane, mais les cloisons suivantes apparaissent au milieu des nouvelles cellules (Fig. 58 à 61) ; les nombres successifs sont donc normalement un, trois, sept ; cependant à un stade ou à l'autre, la segmentation peut être inégale ; les segments trop petits, qui n'ont pas ici de place fixe, ne se divisent plus, ou se divisent moins : on peut donc trouver des spores à deux cloisons, si la première division a été inégale, des spores à quatre, cinq, six cloisons, si les divisions suivantes sont irrégulières. Sur ce point, l'étude de la série des stades successifs ne révèle donc pas de fait extraordinaire ; elle explique toutefois la variation du nombre des loges dans les spores d'une même espèce de Lichens.

Le genre *Graphis* et le genre *Opegrapha* présentent donc, sur ce point comme sur d'autres, une différence très nette ; il n'en va plus de même pour le genre *Arthonia*, et l'on n'y retrouve plus l'homogénéité des deux genres précédents. J'ai d'abord porté mon attention sur les espèces à spores « pupiformes », c'est-à-dire à forme de chrysalide ou de poupée emmaillottée, ou encore d'œuf allongé : le gros bout est occupé par une cellule plus longue que les autres : l'exagération des deux dimensions de cette cellule donne à la spore un aspect tout particulier. Cet aspect est bien marqué chez *A. cinnabarina*, *A. armoricana*.

Chez *A. cinnabarina*, par exemple, les spores apparaissent, au début de leur formation, avec des dimensions réduites (la moitié des dimensions des spores adultes, à peu près) et une forme elliptique presque régulière (Pl. XI, fig. 69) ; au moment où apparaît la première cloison, la spore s'est légèrement accrue et a pris sa forme ovoïde caractéristique (fig. 70) : la cloison se forme alors au niveau du diamètre le plus large et détermine deux cellules inégales : une cellule supérieure, large et courte, une cellule inférieure étroite et allongée ; la première cellule ne se divisera plus ; la cellule inférieure continue à se diviser en « pygidium », comme chez *Graphis*, c'est-à-dire par des divisions inégales, les nouvelles cloisons s'ajoutant les unes aux autres à la suite de la première (fig. 71 à 73). Pendant ce temps, d'ailleurs, la spore s'accroît en longueur, surtout dans la partie inférieure, qui continue à se diviser, et en largeur ; la division s'arrête normalement à la cinquième cloison. Ici donc le phénomène observé chez *Graphis* se retrouve, mais dans une moitié de la spore seulement, comme si la spore d'*Arthonia* n'était qu'une moitié de spore de *Graphis* ; du moins l'asymétrie du processus accompagne l'asymétrie de la forme, de même que chez *Graphis* les symétries se correspondent.

La spore d'*A. armoricana* présente exactement la même forme et le même processus de division que celle d'*A. cinnabarina*.

La spore d'*A. pruinosa* est beaucoup moins asymétrique : quand elle est adulte, la cellule supérieure est égale aux

autres ; cependant les divers stades observés, quoique incomplètement, me portent à croire que le processus de division est le même ; mais le diamètre le plus grand ne correspond pas toujours à la position de la première cloison.

La spore d'*A. astroidea* (Pl. XI, fig. 74-78) a trois cloisons et est presque symétrique : ici nous ne retrouvons plus le même processus ; la première cloison apparaît au milieu de la spore ; les deux suivantes divisent en deux parties égales les deux cellules du stade précédent : c'est le mode observé chez *Opegrapha*.

Les spores d'*A. galactites*, *A. lurida*, n'ont qu'une cloison qui apparaît sensiblement au milieu de la spore.

Enfin la spore murale d'*A. spectabilis* (Pl. XI, fig. 62-68) me réservait une surprise ; la spore jeune est elliptique ; la première cloison apparaît au milieu ; dans chacune des cellules ainsi séparées se reproduit le processus décrit chez *Graphis* : les nouvelles cloisons s'ajoutent à la cloison médiane, les cellules extrêmes conservant seules leur pouvoir de division ; la cinquième cloison est d'ordinaire la dernière ; puis se réalisent les divisions longitudinales, le tout exactement comme chez *Graphis sophistica*.

On trouve donc, dans le même genre *Arthonia*, trois types différents de segmentation : type *Graphis*, type *Opegrapha* et un type spécial, dérivé du type *Graphis*.

Date de la sporulation.

L'apothécie des Graphidéas, comme celle de la grande majorité des Lichens, n'est pas un organe à fécondité fugace : la même lirelle et la même région d'une lirelle peuvent continuer à produire, durant des années, de nouvelles asques et de nouvelles spores, et cela d'une façon qui peut paraître continue : de sorte que la même coupe d'apothécie présente souvent ces éléments à tous les stades d'évolution. Une question se pose cependant : la période de fertilité est-elle absolument continue ? Ou bien se segmente-t-elle en périodes plus courtes, séparées par des périodes de repos, les unes et les autres dépendant de causes externes ?

La question est évidemment tranchée, quand il s'agit des Lichens supérieurs, foliacés et frutescents : leur développement nécessite un air suffisamment humide ; dans l'air sec, le thalle devient cassant et demeure à un état de vie suspendue. En va-t-il autrement pour les Lichens hypophléodes, et l'écorce habitée leur fournit-elle toujours l'eau nécessaire à un développement continu ? Je n'ai point entrepris la longue expérience de mesurer semaine par semaine, ou mois par mois, le diamètre d'une tache de *Graphis*, et de tracer sa courbe de croissance ; je ne puis que citer quelques faits connus et quelques observations personnelles, pour en proposer les conclusions probables : ces faits regardent surtout l'appareil reproducteur.

Il n'est pas rare de chercher en vain, dans une lirelle qui paraît extérieurement adulte, des spores en bon état : les ouvrages descriptifs font souvent des remarques semblables, et j'en ai fait moi-même l'expérience. En voici un exemple, entre plusieurs. Une récolte abondante de *Graphis Lyellii*, faite en novembre 1917, ne m'a donné presque aucune spore adulte : à côté de vieilles spores brunies et ratatinées, restes d'une sporulation précédente, je n'ai trouvé que des asques en formation, bien remplies de protoplasma, quelques-unes montrant seulement des contours de spores à leur intérieur ; au contraire, des récoltes de la même espèce, faites en janvier, février, mars, dans la même localité, sur les mêmes arbres, m'ont donné des spores en abondance à tous les états.

La figure 32 représente une coupe transversale d'apothécie d'*Opegrapha herpetica* : elle ne renferme que des spores ratatinées et des asques en formation, tandis que la figure 41 (*Graphis inusta*) montre plusieurs stades d'évolution.

La figure 30-31 représente une coupe longitudinale de lirelle de *Graphis inusta*. La pointe de la lirelle, où est localisé l'accroissement en longueur, est occupée par un petit massif hyménial, qui tranche sur l'hyménium voisin par sa hauteur nettement moindre, par sa couleur plus foncée, due au grand nombre de paraphyses riches en protoplasma, par l'absence complète d'asques développées : celles-ci commencent seulement à apparaître à la base du massif ; au contraire, tout au

voisinage, l'hyménium présente une asque assez avancée, où les spores sont nettement formées.

On a ainsi l'impression d'une certaine discontinuité de végétation.

Si, par ailleurs, l'on tient compte de ce double fait : 1^o que le thalle d'un Lichen hypophléode reste cantonné dans le liège, reposant sur des couches de liège intactes, et 2^o que le liège est un tissu imperméable, ne peut-on pas admettre que les Lichens hypophléodes, comme les Lichens à thalle libre, ont des périodes de vie ralentie, et que l'eau nécessaire à leur vie active leur vient de l'air ambiant, non du substratum?

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans ce travail, je me suis attaché à l'étude des Graphidées corticoles françaises. Cette famille de Lichens crustacés est, on le sait, caractérisée par le développement linéaire de l'appareil reproducteur, ou apothécie, ou « lirelle ».

La partie végétative, ou thalle, de ces Lichens, constituée par des hyphes (Champignons) et des gonidies (Algues), est d'ordinaire « hypophléode », c'est-à-dire plus ou moins confondue avec les couches extérieures de l'écorce habitée ; elle se manifeste extérieurement par une tache, variable de forme, de couleur, etc.

L'étude comparée du thalle, dans les différents genres et espèces de cette famille, n'avait été entreprise par personne : des quelques rares faits observés par les auteurs on concluait que la partie végétative, très réduite, présentait une homogénéité presque complète dans tout le groupe. De plus, les auteurs descriptifs, se basant sur les variations de l'aspect de la tache lichénique ou de l'allure de la lirelle, ont multiplié les noms d'espèces et de variétés.

Mes recherches ont porté principalement sur l'appareil végétatif, et j'ai abouti à deux conclusions principales.

En premier lieu, la structure du thalle des Graphidées corticoles n'est pas si homogène qu'on ne le pensait : elle offre des différences sensibles d'un genre à l'autre et même, pour un genre donné, d'une espèce à l'autre. Ces différences se rencontrent soit dans l'intensité du développement des éléments, hyphes et gonidies, soit dans la distribution relative de ces éléments, soit, peut-être, dans la nature des gonidies. En général, le thalle des *Graphis* est plus développé que celui des autres genres, le genre *Arthonia* présente les cas de réduction maxima. La zone à gonidies est, suivant les espèces, plus ou

moins bien limitée, plus ou moins profonde, et on peut rencontrer une véritable médulle, couche purement fongique, sous la zone à gonidies.

En second lieu, pour une espèce donnée, l'allure extérieure de la tache lichénique et la structure du thalle sont considérablement influencées par la nature du substratum.

La forme en ellipse plus ou moins étirée de la tache lichénique n'a pas d'autre cause importante que la forme des cellules du liège habité, forme plus ou moins éloignée de l'isodiamétrie.

La profondeur de pénétration et la régularité de la distribution des éléments du Lichen dépendent, au premier chef, de la nature du substratum : le maximum est atteint dans un liège tabulaire, à parois tangentielles modérément épaisses et à parois normales minces ; le minimum est réalisé dans un liège mou, à parois irrégulièrement alignées, ou encore sur un substratum parenchymateux, cellulósique ou ligneux.

L'allure des lirelles est, d'ailleurs, influencée par les mêmes causes.

Ces faits sont en concordance complète avec la théorie soutenue par LINDAU ; dans leur pénétration ou leur extension, les éléments du thalle ne manifestent pas de propriétés perforantes ou dissolvantes vis-à-vis des membranes cellulaires ; ils utilisent seulement les déchirures et les décollements dus à la croissance de l'arbre ou à leur propre prolifération.

En conséquence, bon nombre de variétés, quelques espèces, créées par les auteurs descriptifs, telles que les variétés *recta*, *parallela*, etc., les espèces *Opegrapha Cerasi*, *Graphis abietina*, etc., ne sont que des « formes » dues aux propriétés physiques du substratum.

L'âge peut également produire des modifications importantes : un certain nombre de variétés des auteurs sont simplement des formes âgées, ou sont dues aux influences réunies de l'âge et du substratum : telles les variétés *pulverulenta*, *pruinosa*, etc.

L'étude du thalle m'a fourni l'occasion de faire quelques observations intéressantes touchant l'appareil reproducteur, en particulier les deux suivantes :

La lirelle sillonnée de *Graphis elegans* est réalisée par l'apparition de plusieurs périthèces successifs à l'intérieur du périthèce primitif ;

L'évolution des spores des *Graphis* et de quelques *Arthonia* présente des phénomènes de division curieux, rappelant le bourgeonnement d'un *pygidium* d'Annélide.

Enfin, de l'ensemble de ces recherches, il résulte que, même chez des plantes aussi simples que le sont les Graphidées, on peut reconnaître la double influence dont dépend la morphologie de l'être vivant : l'hérédité, marquée par certains caractères spécifiques, reconnaissables sous les variations individuelles, et l'adaptation au milieu, principale source de variations. Le caractère héréditaire est surtout visible dans l'appareil reproducteur ; mais on peut encore le retrouver dans l'appareil végétatif plus plastique ; c'est celui-ci surtout qui subit les modifications dues au milieu, modifications d'autant plus profondes que cet appareil est plus simple.



EXPLICATION DES PLANCHES

NOTA. — A moins d'indication contraire, les couleurs sont dues au bleu-coton (coloration en bleu de la cellulose pure, du contenu protoplasmique des éléments cellulaires) et au soudan lactique (coloration en rouge du liège et des matières grasses).

PLANCHES I et II

- Fig. 1. — *Graphis Lyellii* Sm. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 2. — — *dendritica* Ach. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 3. — — *sophistica* Nyl. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 4. — — *elegans* Ach. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).

Le liège du Châtaignier est coloré en rouge ; le contenu des hyphes et des gonidies est coloré en bleu ; la couleur jaune du contenu des cellules du liège est naturelle.

PLANCHE III

- Fig. 5. — Liège de Lierre, coupe tangentielle (200/1), orientée comme la figure 5 bis.
— 5 bis. — Tache de *Opegrapha vulgata* Ach. (3/1), sur écorce de Lierre.
— 6 et 6 bis. — Liège de Houx (200/1) et tache de *Graphis elegans* (2/3).
— 7 et 7 bis. — Liège de Châtaignier (200/1) et tache de *Graphis scripta* Ach. (2/3).
— 8 et 8 bis. — Liège de Merisier (200/1) et tache *Graphis scripta*, f. *recta* (2/3).

PLANCHE IV

- Fig. 9. — *Opegrapha atra* Pers., sur Noyer. — Coupe transversale (700/1).
— 10. — — — Pers., sur Charme. — Coupe transversale (700/1).
— 11. — — — Pers., sur Sapin. — Coupe transversale (700/1).
— 12. — — — Pers., sur Lierre. — Coupe transversale (700/1).
— 13. — *Graphis scripta recta*, sur Merisier. — Coupe transversale (700/1).

PLANCHE V

- Fig. 14. — *Opegrapha vulgata*, sur Châtaignier. — Coupe transversale (700/1).
— 15. — — — sur une vieille écorce rugueuse. — Coupe transversale (700/1).
— 16. — — — sur Lierre. — Coupe transversale (700/1).

- Fig. 17 et 18. — *Opegrapha herpetica* Ach., sur Frêne. — Coupe transversale (700/1).
 — 19 et 20. — — — — gonidies détachées. — Coupe transversale (700/1).

PLANCHE VI

- Fig. 21. — *Graphis sophistica*. — Coupe transversale (100/1).
 — 22. — *Opegrapha vulgata*. — Coupe transversale (100/1).
 — 23. — *Graphis sophistica*, sur Houx. — Coupe transversale (100/1).

PLANCHE VII

- Fig. 24 à 27. — *Graphis elegans*. — Coupe transversale de l'apothécie, aux stades successifs de son évolution (150/1).
 — 24a et 25a. — *Graphis elegans*. — Vue extérieure de l'apothécie (12/1), correspondant à 24 et 25.
 — 27a. — *Graphis elegans*. — Coupe et profil (60/1), demi-schématique, correspondant à 27.
 — 28. — *Graphis elegans*. — Coupe oblique (150/1).
 — 29. — — — thalle et apothécie (100/1) sur Chêne. — Coupe transversale montrant les flots de cristaux d'oxalate.

PLANCHE VIII

- Fig. 30. — *Graphis inusta* Ach. — Coupe longitudinale d'une apothécie (80/1).
 — 31. — — — Ach. — Extrémité grossie de la même apothécie (500/1).
 — 32. — *Opegrapha herpetica*. — Coupe transversale de l'apothécie (500/1).
 — 33. — *Graphis Lyellii*. — Coupe transversale de l'apothécie (80/1).
 — 34. — — — Portion de la même apothécie (500/1).

PLANCHE IX

- Fig. 35. — Gonidies d'*Opegrapha rufescens* Pers. (500/1), couleur naturelle.
 — 36. — — *Opegrapha lyncea* Borr. (500/1), couleur naturelle.
 — 37. — — *Graphis dendritica* (700/1), couleur naturelle.
 — 38. — *Arthonia cinnabarina* Wallr. — Portion externe d'apothécie en coupe transversale; spores en voie d'émission.
 — 39 et 40. — *Arthonia cinnabarina* Wallr. — Asques jeunes.
 — 41 et 42. — *Graphis inusta*. — Portions d'apothécie en coupe longitudinale (500/1) (même apothécie que celle des figures 30 et 31).

PLANCHE X

- Fig. 43 à 49. — *Graphis Lyellii*. — Spores aux stades successifs de la division (1000/1).
 — 50 à 56. — — *sophistica*. — Spores aux stades successifs de la division (1000/1).
 — 57. — *Graphis elegans*. — Extrémité d'asque, renfermant 2 spores (les autres n'ont pas été représentées) au second stade de division.
 — 58 et 59. — *Opegrapha vulgata*. — Asques et spores (1500/1).
 — 60 et 61. — — *viridis* Pers. — Spores en voie de division (700/1).

PLANCHE XI

- Fig. 62 à 68. — *Arthonia spectabilis* Flotow. — Spores aux divers stades de division (1000/1).
— 69 à 73. — — *cinnabarina*. — Spores aux divers stades de division (1000/1).
— 74 à 78. — — *astroidea* Ach. — Spores aux divers stades de division (1000/1).
-

BIBLIOGRAPHIE

1. ACHARIUS (E.), *Lichenologia Universalis*, 1810.
2. BACHMANN (E.), *Der Thallus der Kalkflechten (Wiss. Beilage zu d. Programm d. staat. Realschule zu Plauen i. V., 1892).*
3. ID., *Der Thallus der Kalkflechten mit Chroolepus, Scytonema- und Xanthocapsa-Gonidien (Nova Acta Leop. Car. Akad., Bd. CV, n° 1, 1919).*
4. BIORÉ (G.), *Contribution à l'étude de l'apothécie chez les Graphidées (Rev. générale de Bot., t. XXVI, 1914).*
5. BITTER (G.), *Ueber das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammenreffen ihrer Ränder (Pringsh. Jahrb., Bd. XXXIII, 1, 1899).*
6. BORNÉ (E.), *Recherches sur les gonidies des Lichens (Ann. Sc. nat. Bot., 5^e série, t. XVII, 1872).*
7. DE BARY (A.), *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomiceten (Hofmeister : Handbuch der physiol. Bot., Bd. II, 1866).*
8. DOULIOT (H.), *Recherches sur le périoderme (Ann. Sc. nat. Bot., 7^e série, t. X, 1889).*
9. ELFVING (F.), *Untersuchungen über die Flechtengonidien (Acta Spec. Sc. Fennicæ, t. XXXXIV, n° 2, 1913).*
10. FRANK (A.), *Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten (Cohn : Beitr. zur Biol. der Pflanz., Bd. II, 1877).*
11. FRIEDERICH (A.), *Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten (Fünfstück : Beitr. zur wiss. Bot., Bd. V, Abt. 2, 1906).*
12. FÜNFSTÜCK (M.), *Die Fettabscheidungen der Kalkflechten (Ibid., Bd. I, Abt. 1, 1895).*
13. ID., *Nachtrag (Ibid., Abt. 2, 1896).*
14. ID., *Weitere Untersuchungen über die Fettabscheidungen der Kalkflechten (Festschr. für Schwendener, Berlin, 1899).*
15. ID., *Engler-Prantl : Die natürlichen Pflanzenfamilien, I Teil, 1 Abt.: Lichenes, Berlin, 1907.*
16. GALLOE (O.), *The Lichen-Flora and Lichenvegetation of Iceland (The Botany of Iceland, II, 6, Copenhagen, 1919-1920).*
17. GOLDFLUS (M.), *Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne à travers le liège (Rev. gén. de Bot., t. XIII, 1901).*
18. HUE (A.), *Lichens de Canisy (Manche) et des environs (Journ. de Bot. Morot, t. IV-VI, 1890-1892).*
19. KAJANUS (B.), *Morphologische Flechtenstudien (Ark. f. Bot. Stockholm, Bd. X, n° 4, 1911).*
20. LANG (E.), *Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten (Fünfstück : Beitr. z. wiss. Bot., Bd. V, Abt. 1, 1903).*
21. LEIGHTON (A.), *A Monograph of British Graphideæ (Ann. and Mag. Nat. Hist., série 2, t. XIII, 1854).*
22. ID., *The Lichen-Flora of Great Britain, Ireland and the Channel Islands, 3^e édit., 1879.*
23. LINDAU (G.), *Lichenologische Untersuchungen, I : Ueber Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten, Dresden, 1895.*

24. MALBRANCHE (A.), Contribution à l'étude monographique du genre *Graphis* (Bull. Soc. bot. France, t. XXXI, 1884).
 25. MAMELI (EVA), Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenico (Atti Ist. bot. Univ. Pavia, vol. XVII, 1920).
 26. NYLANDER (W.), Prodromus Lichenographiæ Galliæ et Algeriæ (Act. Soc. Linn. Bordeaux, t. XXI, 1857).
 27. ID., Lichenes in regionibus exoticis quibusdam vigentes (Ann. Sc. nat. Bot., série 4, t. XI, 1859).
 28. OLIVIER (H.), Exposé systématique et description des Lichens de l'Ouest et du Nord-Ouest de la France, 2^e fasc., 1900.
 29. REINKE (J.), Abhandlungen über Flechten. IV : Skizzen zu einer vergleichenden Morphologie des Flechtenthallus : Calicieen, Lecideaceen, Graphidaceen, Parmeliaceen (Pringsh. Jahrb., Bd. XXVIII, 1895).
 30. SCHWENDENER (S.), Untersuchungen über den Flechtenthallus (Nægeli: Beitr. z. wiss. Bot., 1860-1868).
 31. STAHLÉCKER (E.), Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten (Fünfstück: Beitr. z. wiss. Bot., Bd. V, Abt. 2, 1906).
 32. STEINER (J.), *Verrucaria calciseda*, *Petractis exanthematica*. Ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Krustenflechten (Klagenfurt, 1881).
 33. TULASNE (L.), Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens (Ann. Sc. nat., Bot., 3^e série, t. XVII, 1852).
 34. WALLROTH (F.), Naturgeschichte der Flechten. I Theil, 1825.
 35. WINTER (G.), Ueber die Gattung *Sphæromphale* und Verwandte. Ein Beitrag zur Anatomie der Krustenflechten (Jahrb. f. wiss. Bot., t. X, 1879).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. — **La Basse-Bretagne.**

ZOOLOGIE. — **Phénomènes d'épitoquie et d'épigamie chez les
Annélides Polychètes.**

Vu et approuvé :

Paris, le 23 mai 1921.

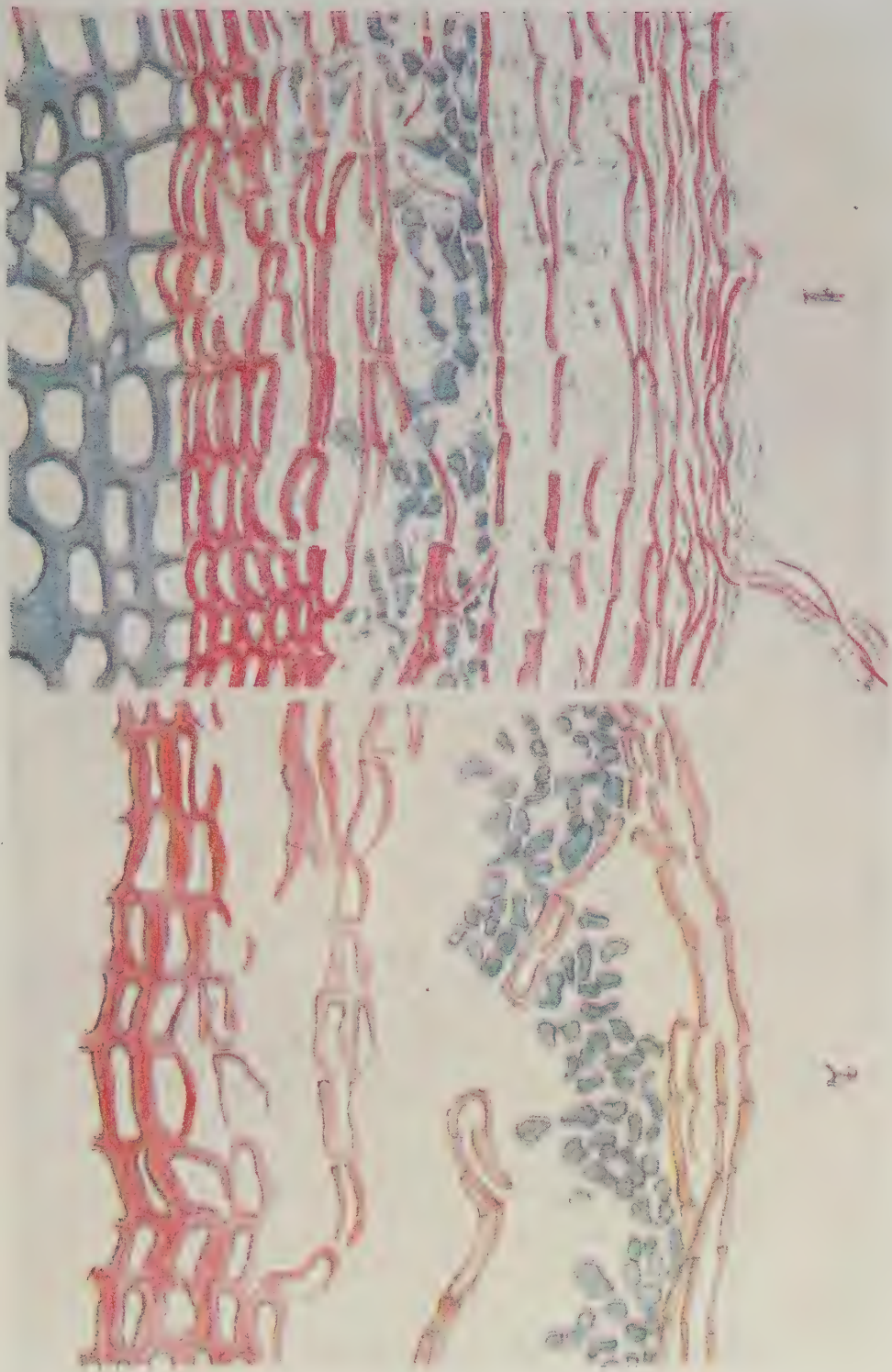
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

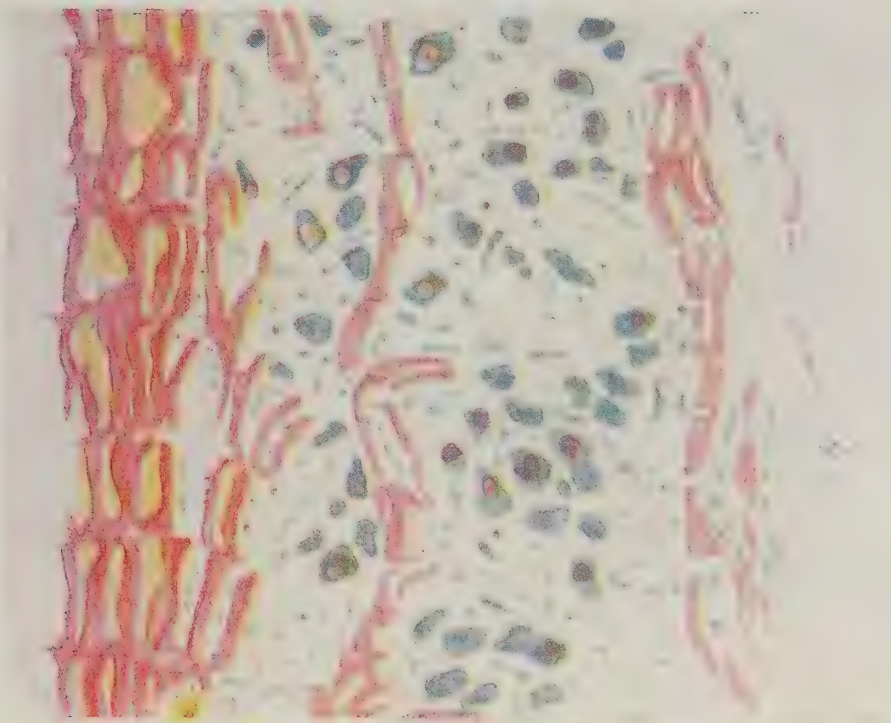
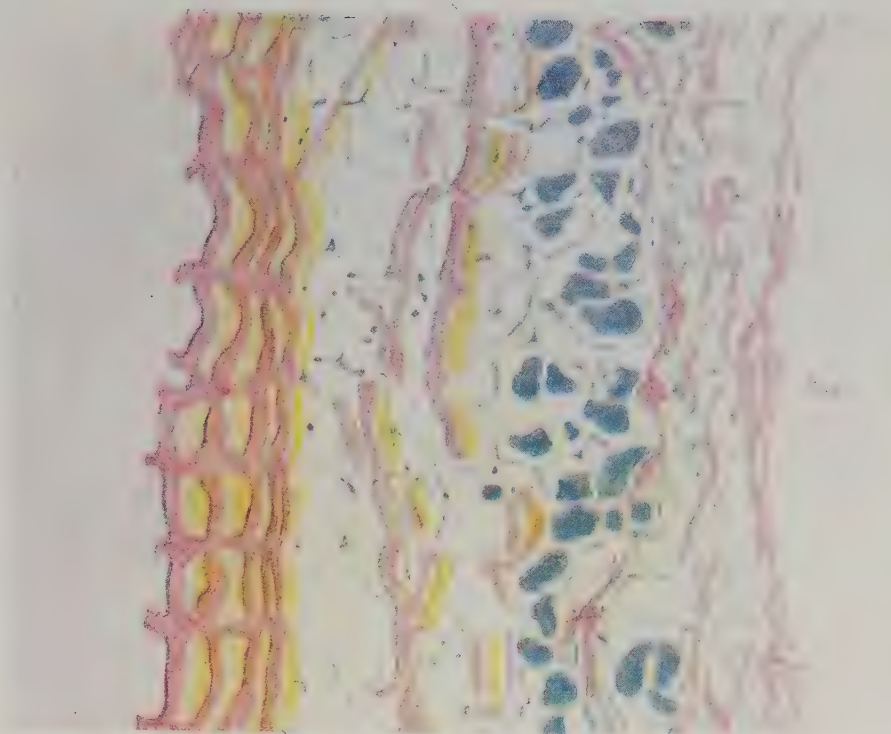
P. APPELL.



G. BIORRET DEL.

F. GAULTIER IMP.
MASSON et C^{ie} éditeurs

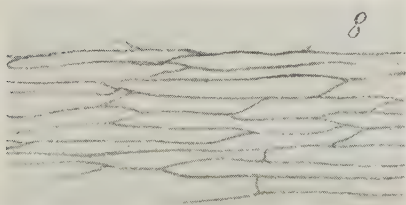
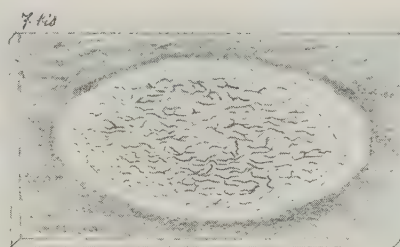
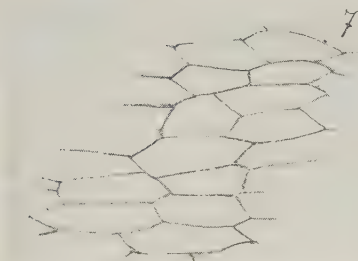
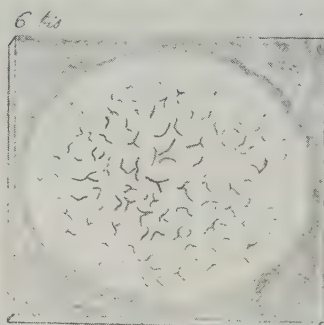
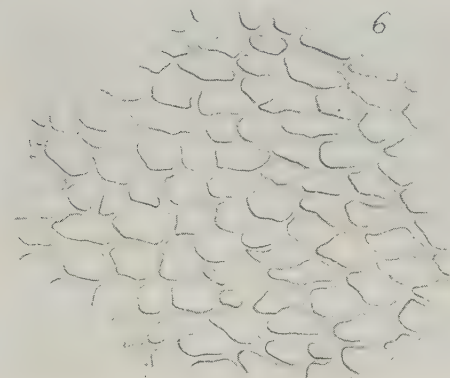
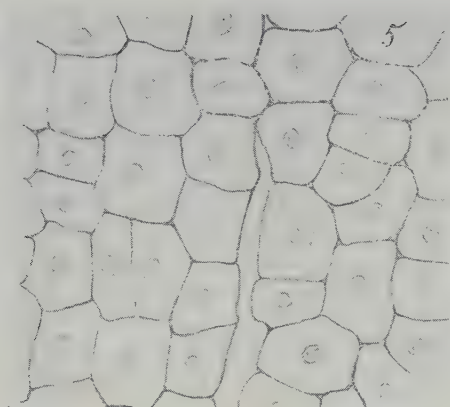
TROUVE PHOT.

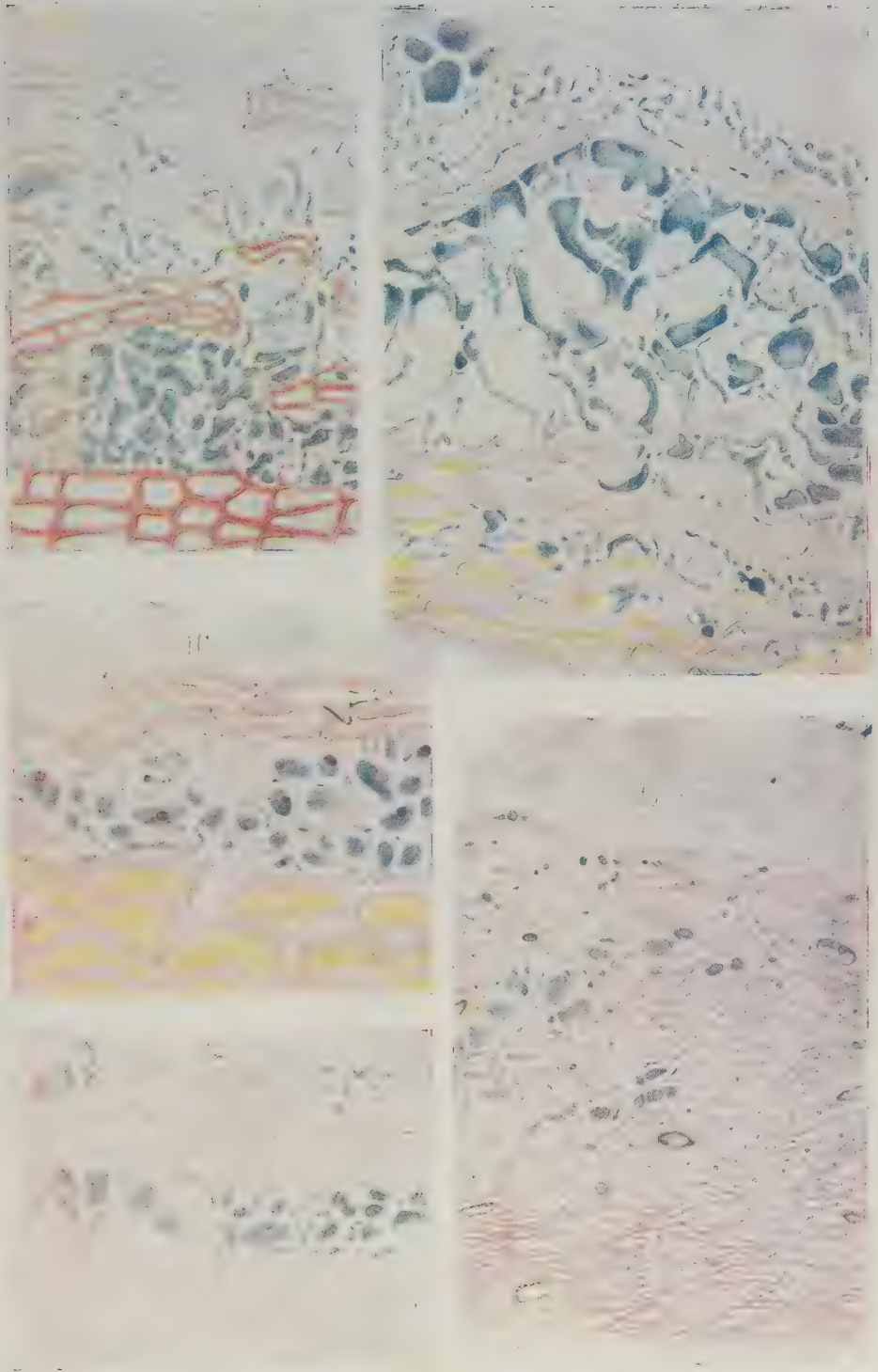


G. BIRET, DEL.

F. GAULTIER IMP.
MASSON et C^{ie} éditeurs

TROUVE PHOT.





G. BIRET DEL.

F. GAULTIER IMP.
MASSON et C^{ie} éditeurs

TROUVE PHOT.

